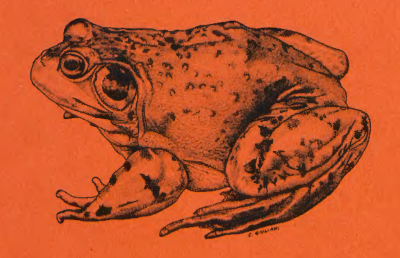
ISSN 0753-4973

ALYTES



Septembre-
Décembre 1987



Volume 6,
fascicules 3&4

SOCIÉTÉ BATRACHOLOGIQUE DE FRANCE

(Société pour l'Étude et la Protection des Amphibiens)

SIÈGE SOCIAL

Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France.

CONSEIL D'ADMINISTRATION POUR 1988

Président : Jean-Jacques MORÈRE.
Vice-Présidents : Jean-Louis AMIET, Jean COLLEAU.
Secrétaire général (renseignements et demandes d'adhésion) : Alain DUBOIS.
Trésorière : Dominique PAYEN.
Membres : Alain COLLENOT, Edouard LEMÉE, Luck MARTIN-BOUYER, Manuel POLLS PELAZ et Jean-Paul RISCH.

ADHÉSION

La S.B.F. est ouverte à toute personne française ou étrangère intéressée par l'étude et la protection des Amphibiens ; écrire au Secrétaire général. La cotisation inclut le service du Bulletin d'information *Circalytes*.

TARIFS 1988

	Lieu de résidence France	Lieu de résidence Etranger
Membres de la S.B.F. :		
Cotisation seule	100 F	100 F
Cotisation + abonnement à *Alytes*	170 F	180 F
Cotisation membre associé (conjoint, etc.)	40 F	40 F
Abonnement à *Alytes* pour les non-membres :		
Individus	100 F	130 F
Institutions	200 F	260 F
Supplément pour expédition d'*Alytes* par avion (membres et non-membres)	–	50 F

Achats au numéro et rachats d'anciennes séries d'*Alytes* : écrire au Secrétaire général pour information.

MODALITÉS DE RÈGLEMENT

FRANCE. – Par chèque postal ou bancaire à l'ordre de "Société Batrachologique de France", adressé à notre Trésorière, ou par virement postal sur notre C.C.P. : "Société Batrachologique de France", C.C.P. 7976 90 K, Paris.

EUROPE. – Exclusivement par virement postal ou mandat postal, libellé en Francs Français et adressé à notre Compte Chèques Postal : "Société Batrachologique de France", C.C.P. 7976 90 K, Paris.

OUTSIDE EUROPE. – Please write to our General Secretary for information.

ALYTES

INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY

Trimestriel **Volume 6**

Septembre-Décembre 1987 **Fascicules 3&4**

Alytes, 1987, **6** (3-4): 85-87.

Un accouplement ventral chez *Rana* kl. *esculenta*

Manuel POLLS PELAZ

Laboratoire des Reptiles et Amphibiens,
Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France

A first record of a ventral amplexus between two palearctic Anurans is provided. This phenomenon, rare in the Amphibians, was observed in the Fontainebleau Forest near Paris, between two *Rana* kl. *esculenta* (diploid ♂ and ♀). A revision of this type of amplexus is given for Anurans, and some possible handicaps commented upon.

Dans le contexte d'une étude conduite depuis trois ans sur la structure d'une population naturelle de Grenouilles vertes (synklepton *Rana* kl. *esculenta*, sensu DUBOIS & GÜNTHER, 1982), dans les mares de la plaine de Chanfroid dans la forêt de Fontainebleau (région parisienne, France), on a pu récemment observer (nuit du 22 avril 1987) un amplexus du type ventral (ventre contre ventre, fig. 1) entre un mâle et une femelle *Rana* kl. *esculenta* (diploïdes). Les animaux étaient embrassés en position verticale sous l'eau à une profondeur approximative de 50 cm, près du fond, légèrement abrités par la partie immergée des roseaux. Les animaux furent observés immobiles pendant un quart d'heure, sans aucune réaction de rejet du mâle de la part de la femelle ; ils furent ensuite capturés facilement à la main, et introduits dans un bocal avec de l'eau où ils restèrent en amplexus ventral pendant une heure. Ils furent remis dans la mare pour les photographier (fig. 1), et transportés à Paris dans un bocal, mais après une heure de voyage en voiture, ils se séparèrent pour ne plus s'accoupler de nouveau ensuite. La taille (longueur museau-anus) des exemplaires était de 66,1 cm pour le mâle et de 68,1 cm pour la femelle ; leur ploïdie a été diagnostiquée par mesure des érythrocytes et comparaison avec le reste de la population où l'on observe une intéressante présence d'individus triploïdes (GRAF & POLLS, en préparation).





Fig. 1. Amplexus ventral chez *Rana* kl. *esculenta* (forêt de Fontainebleau, 22 avril 1987).

Pendant ces trois derniers printemps on a pu observer dans la même mare une trentaine d'amplexus, habituellement tous du type dorsal axillaire (le mâle sur le dos de la femelle, la tenant avec ses callosités nuptiales juste derrière ses bras) : c'est la position d'accouplement la plus commune chez les Ranoidei (sensu Dubois, 1984), et c'est pourquoi l'observation d'un amplexus ventral doit être considérée comme très rare, et surtout nous surprendre quant à l'acceptation du mâle par la femelle. Duellman & Trueb (1986) mentionnent seulement les deux expèces *Nimbaphrynoides occidentalis* et *Altiphrynoides malcomi* (voir Dubois, 1987 pour la position générique de ces deux espèces) comme les uniques cas d'amplexus ventral inguinal chez les Anoures. En réalité, s'il est vrai qu'un amplexus ventral inguinal a été signalé, sans grande précision, par Grandison (1978) chez *A. malcomi*, il n'en va nullement de même chez *N. occidentalis* dont l'accouplement est de type dorsal axillaire classique (Lamotte & Xavier, 1972 ; Xavier, communication personnelle).

Chez les Anoures à reproduction aquatique un accouplement ventral entraînerait certains problèmes tels que des difficultés de saisie de la femelle par le mâle, de déplacements, de prise d'air par le mâle à la surface, et éventuellement de répartition du sperme sur les ovocytes. Dans le cas d'un amplexus ventral il est probable que les deux animaux se sont rencontrés frontalement, mais en raison du fait que le début de cet accouplement n'a pas été observé on ne peut pas exclure la possibilité qu'initialement il y ait eu un autre mâle en position dorsale sur la femelle, et que le deuxième mâle se soit mis dessous par manque de place ; le premier mâle aurait ensuite quitté la femelle pour une raison inconnue. En définitive, il est probable que l'amplexus observé est le résultat d'une "erreur" au début de la séquence d'accouplement. Quant à l'absence de réaction de rejet de la part de la femelle, elle peut trouver son origine dans leur inhibition pendant la période de reproduction par une pression sur la cage thoracique. Il est de même intéressant de signaler que l'amplexus a été observé avant l'apparition des choeurs des mâles chanteurs (26 mai 1987).

REMERCIEMENTS

Je remercie vivement le Dr. A. DUBOIS pour ses critiques constructives du manuscrit, ainsi que pour la correction du Français. Je remercie aussi M. ESCARRA pour son habituelle collaboration bibliographique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DUBOIS, A., 1984. – La nomenclature supragénérique des Amphibiens Anoures. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, (A), **131** : 1-64.

----- 1987. – Miscellanea taxinomica batrachologica. *Alytes*, 5 : 7-95.

DUBOIS, A. & GÜNTHER, R., 1982. – Klepton and synklepton : two new evolutionary systematics categories in zoology. *Zool. Jb. Syst.*, **109** : 290-305.

DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L., 1986. — *Biology of Amphibians*. New York, McGraw-Hill : i-xix + 1-670.

GRANDISON, A.G.C., 1978. – The occurrence of *Nectophrynoides* (Anura, Bufonidae) in Ethiopia. A new concept of the genus with a description of a new species. *Monit. zool. italiano*, (n.s.), suppl. **11** : 119-172.

LAMOTTE, M. & XAVIER, F., 1972. – Les Amphibiens Anoures à développement direct d'Afrique. Observations sur la biologie de *Nectophrynoides tornieri* (Roux). *Bull. Soc. zool. France*, **97** : 413-428.

Alytes, 1987, **6** (3-4): 88-98.

Density effect on growth and metamorphosis of *Bufo stomaticus* larvae

B.K. MAHAPATRO & M.C. DASH

School of Life Sciences,
Sambalpur University,
Jyoti Vihar 768019,
Sambalpur, Orissa, India

Bufo stomaticus larvae were reared at different active space (volume of water per tadpole), at various densities and controlled food levels in the laboratory. The growth curves were sigmoidal in every case. Although visual inspection of growth curves indicates higher larval growth rate with increasing active space up to a particular level, the data are not statistically significant. We conclude that available active space (range 63 ml to 500 ml per tadpole) has an insignificant effect on growth and metamorphosis of _B. stomaticus_ larvae.

In our laboratory populations, mortality rate as well as absolute mortality were independent of initial density. The negative effect of density on larval growth rate is attributed to competition for food. Thus body mass is dependent significantly on initial density. Present findings show that initial density does not have significant effect on the time of metamorphosis except at very high density (320 tadpoles for 2.3 l of water), indicating that schooling tadpoles of _B. stomaticus_ may be different from non-schooling tadpoles of _Rana_.

INTRODUCTION

Larval anurans are abundant in fresh water habitats during the rainy season in India. The larval period is important in anuran life history, as successful metamorphosis leads to the abundance of the adult toads and frogs. On the other hand, factors like drying of the water source, food shortage, predation, disease, and crowding, affect the successful metamorphosis of tadpoles.

Previous studies have shown a negative effect of density on growth rate and metamorphosis for anuran larvae due to competition for food (BROCKELMAN, 1969; DE BENEDICTIS, 1974), and other behavioural interactions (GROMKO et al., 1973; JOHN & FENSTER, 1975). BREDEN & KELLY (1982) found that "increased conspecific interaction may increase variation in the number of days to metamorphosis, therefore decreasing metamorphic synchrony and increased interaction increases mass at metamorphosis" among *Bufo americanus* tadpoles. GUYÉTANT (1970) has shown a positive influence of grouping upon growth and metamorphosis of *Alytes obstetricans* larvae and argued for the importance of physical factors of environment, like agitation and oxygenation of the water, on tadpole growth and survivorship. Many workers, e.g., BROCKELMAN (1969), WILBUR (1977), SMITH-GILL & BERVEN (1979), DASH & HOTA (1980), NAKATA et al., (1982), SEMLITSCH & CALDWELL (1982) and

MISHRA & DASH (1984), have shown that survival, successful metamorphosis and growth of larvae are density dependent to a large extent. TRAVIS (1983) found that survival in *Hyla gratiosa* tadpoles is a function of average body size in field enclosures.

In this paper we examine the effect of tadpole crowding and density on the growth and metamorphosis of *Bufo stomaticus* Lütken, 1863, which is commonly known as the marbled toad. This toad is found in India, Pakistan, Nepal, Sri Lanka and is abundant around the study site, Sambalpur University Campus, Sambalpur, Orissa. *Bufo stomaticus* is nocturnal but during the breeding season it can be found moving around during day time. In summer it estivates under ground to a depth of up to 1.22 meters (RAO, 1923). Usually solitary, non-breeding adults may aggregate in a jumbled heap when kept in captivity. Average sized adults measure 76 mm, snout-vent length. Juveniles are light brown while adults are of grey or olive colour. Sexually mature males have a bright yellowish coloration during breeding season. *B. stomaticus* breeds from mid-June to August, amplexing for a period of 1–4 days. Eggs are laid in two rows of translucent strings and the clutch size varies from 9000 to 11000. Generally eggs hatch after 24 h and the percentage of hatching depends greatly on the spreading pattern of egg strings in the egg deposit site. Tadpoles are small, black with silvery spots on the body.

MATERIALS AND METHODS

Adult male and female *B. stomaticus* were collected from the field during mid-June and kept in an animal care facility of our University for natural breeding. Eggs were collected on 24th June 1982 and allowed to hatch in polythene trays in laboratory condition (temperature 32°C–34°C). Larvae were mixed to create genetically similar populations at the start of the experiment. Tadpoles were reared in the laboratory in a natural photoperiod using polythene trays as culture pots. Tap water was conditioned with sodiumthiosulphate at a concentration of 8 mg/4.5 l (NACE & RICHARDS, 1972) and was used as culture medium. Water and food of each container was changed on alternate days.

A mixed diet was prepared by combining boiled *Amaranthus* sp. leaves, boiled egg yolk and cooked, minced goat meat in a ratio of 5:1:1 respectively. From the third day after hatching mixed food was supplied at the rate of 3 g per tray for each density up to 6th day and the quantity was increased to 5 g from 7th day onwards. In the other experimental treatments 1 g of mixed food was given per tray, in all the sets, throughout the study.

Two experiments were carried out : (1) In order to find out the effect of active space (volume of water per individual) on growth and metamorphosis, 10 larvae per tray were reared in polythene containers of four different diameters (17.5, 20.0, 26.5 and 34.0 cm) as well as in larger glass aquaria (59×30×30 cm), each with three replicates. The water depth was maintained at 2.5 cm deep in all the containers so that the total volumes were 630, 820, 1350, 2600 and 5000 ml respectively. The mass of all the individuals of a replicate tray, at one time, was determined (to 1 mg precision) to ascertain the mean growth rate. (2) To analyse the density effect on larval growth and metamorphosis, populations of six densities (10, 20, 40, 80, 160 and 320 tadpoles per tray) of *B. stomaticus* larvae were reared in polythene trays (diameter = 26.5 cm) with 2.3 l of conditioned water, each with three replicates. The mass

of a sample of 10 tadpoles at a time were determined (1 mg precision) to ascertain the growth rate. The mean growth rate per individual was calculated from the three replicates. Metamorphosed individuals (defined as a tadpole with at least one forelimb exposed) were removed from the population.

Results

Space effect

Keeping the number of larvae (10) and water depth (2.5 cm) constant, we have increased the active space per individual simply by raising tadpoles in trays of different diameter. A mixed model analysis of variance (Morrison, 1976) was used to examine the main effect of active space adjusted for time. The analysis (Table I) showed an insignificant 'F' value indicating that growth rate was independent of active space. Multiple regression analysis of body mass at metamorphosis with time as a covariate yielded the regression line:

Table I. – Analysis of variance of body mass of *Bufo stomaticus* larvae as a function of active space.

Active space per individual in ml	Time in days	Mean body mass (mg) : Sample size in parentheses		
		Block		
		1	2	3
	7	70.3 (10)	72.2 (10)	71.9 (10)
63	9	117.5 (10)	120.9 (10)	111.3 (10)
	11	153.0 (5)	170.4 (5)	153.8 (5)
	7	85.5 (10)	78.0 (10)	81.2 (10)
82	9	149.9 (10)	133.3 (10)	137.7 (10)
	11	199.0 (5)	179.0 (5)	182.6 (5)
	7	95.1 (10)	96.4 (10)	96.4 (10)
135	9	170.6 (10)	160.6 (10)	172.7 (10)
	11	221.4 (5)	212.6 (5)	221.0 (5)
	7	111.9 (10)	109.7 (10)	118.4 (10)
260	9	195.3 (10)	192.4 (10)	202.2 (10)
	11	239.6 (5)	241.4 (5)	250.2 (5)
	7	110.0 (10)	103.7 (10)	113.9 (10)
500	9	173.1 (10)	166.8 (10)	170.7 (10)
	11	240.6 (5)	225.0 (5)	231.8 (5)

Analysis of variance

Source	df	SS	MS	F	P (0.05)
Active space	4	27337.64	6834.41	2.34	ns
Block	2	179.93	89.97		
Active space × Block	8	679.81	84.98		
Error	30	100140.74	3384.02		
Total	44	128338.12	2916.78		

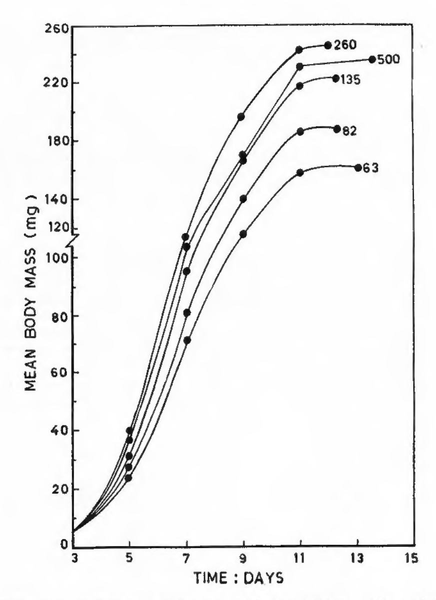


Fig. 1. – Active space dependent growth rate of *Bufo stomaticus* larvae. Numbers are active space/individual (ml).

M = 658.587 + (0.2136)AS + (−38.9265)t, (r^2 = 0.94, F =16.87, df = 2,2, ns, P> 0.05), where M = body mass at metamorphic climax, AS = active space per individual and t = average time (days) for metamorphosis; thus weight at metamorphic climax was independent of available active space, time being considered the covariate in the analysis. Based on this statistical analysis we conclude that active space had an insignificant effect on growth and metamorphosis of *B. stomaticus* larvae. However, visual inspection of growth curves (fig. 1) indicates that larvae generally grew better with increase in available active space as

reflected in weight at metamorphosis, at least up to 260 ml active space per individual. The average growth rates, on the 9th day of development, were 116.6, 140.3, 168.0, 196.6 and 170.2 mg per tadpole in 63, 82, 135, 260 and 500 ml active space per individual, respectively.

Crowding effect

In the laboratory survival of amphibian larvae can be predicted by a non-linear model with normal error terms (Wilbur, 1976). Thus mortality rates were computed for our data using the equation:

$$N_t = N_o e^{-mt}$$

where N_t = number of larvae metamorphosed, N_o = initial density, m = mortality rate and t = average time (days) taken for metamorphosis. Table II gives the mortality rates and standard error of the mean from the data of three replicates. A visual inspection of these mortality rates and their standard errors suggested that mortality rate was not related to initial density of the population. However, results from Bartlett's test showed that variances among the replicates at different densities were significantly heterogeneous (adjusted $\chi^2 = 24.37$, df = 5, $P < 0.005$), which rejected the hypothesis of homogeneity of slopes. This may indicate that mortality rate was independent of crowding.

Previous workers, like Wilbur (1977) and Dash & Hota (1980), have found that the proportion of anuran larvae that metamorphosed to juvenile frogs was a function of initial

Table II. – Mortality rate in laboratory populations of *Bufo stomaticus* larvae.

Initial density	Mortality rate (regression coefficient ± SE)	Mean absolute mortality/replicate
10	0.00	0.00
20	0.00137 ± 0.00137	0.33
40	0.01456 ± 0.00763	6.67
80	0.00382 ± 0.00382	4.00
160	0.00027 ± 0.00027	0.67
320	0.00673 ± 0.00302	62.00

Table III. – Regression analysis of the natural logarithm of P_m (the proportion of population completing metamorphosis) on N_o (the initial density of the population).

Source	df	SS	MS	F	P(0.05)	Coefficient of determination
Regression	5	0.1513	0.03026	2.56	ns	52%
Residual	12	0.1416	0.0118			
Total	17	0.2929				

density and fitted a semilogarithmic model:

$$\ln P_m = -sN_o$$

where P_m = proportion of the population completing metamorphosis and N_o = initial density. The regression analysis (Table III) of ln P_m with N_o was not significant. Mean absolute mortality per replicate (Table II) showed that even though there was high mortality at the highest density (i.e., 320 tadpoles per tray), the number of individuals which died did not increase consistently with an increase in initial population density. WASSERSUG et al. (1981) were of the view that since *Bufo* larvae exhibit schooling behaviour they should exhibit less growth inhibition with crowding than do larvae of other genera (*Rana*, etc.). Results of this

Table IV. – Analysis of variance of body mass of *Bufo stomaticus* larvae as a function of initial density.

Initial density	Time in days	Mean body mas (mg): sample size in parentheses		
		Block		
		1	2	3
10	7	90.1 (10)	91.4 (10)	86.4 (10)
	9	161.6 (10)	168.3 (10)	151 7 (10)
	11	209.4 (5)	217.0 (5)	195.8 (5)
20	7	81.1 (20)	78.8 (20)	72.4 (20)
	9	137.8 (20)	142.6 (20)	128.6 (20)
	11	160.0 (10)	178.8 (10)	172.3 (10)
40	7	72 1 (40)	76.7 (40)	63 6 (40)
	9	117.7 (40)	123.4 (40)	113.2 (40)
	11	143.3 (15)	159.9 (15)	154.3 (15)
80	7	63.3 (60)	60.5 (60)	59.4 (60)
	9	92 2 (60)	91.0 (60)	97.3 (60)
	11	127.3 (15)	127.9 (15)	130.8 (15)
160	7	42 9 (80)	42.5 (80)	43.0 (80)
	9	66.8 (80)	66.2 (80)	66.2 (80)
	11	89.4 (20)	88.7 (20)	89.4 (20)
320	7	29 6 (100)	28.0 (100)	25.8 (100)
	9	41.7 (100)	44.1 (100)	41.4 (100)
	11	59.6 (40)	58.5 (40)	56.5 (40)

Analysis of variance

Source	df	SS	MS	F	P
Density (10, 20, 40, 80, 160, 320)	5	73562.99	14712 6	5.97	< 0.005
Block (1, 2, 3)	2	261.00	130.5		
Density × Block	10	382.33	38 23		
Error	36	56450.95	1568.08		
Total	53	130656 27	2465.23		

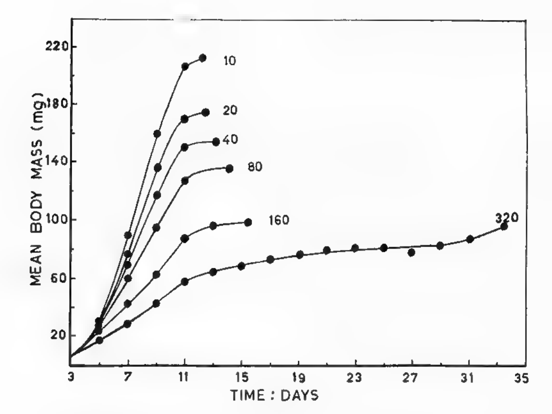


Fig. 2. – Density dependent growth rate of *Bufo stomaticus* larvae. Numbers are individuals per tray

investigation indicated that mortality rate as well as absolute mortality were statistically independent of initial density.

The mean body mass on the 7th, 9th and 11th days of growth were used in a mixed model analysis of variance (Morrison, 1976) to examine the main effect of initial density adjusted for the effect of time. The analysis (Table IV) showed that initial density had a significant effect ($P < 0.005$) on larval growth. Multiple regression analyses with available active space as the covariate of initial density were done to find out the effect of active space on larval growth on days 7th, 9th and 11th. The regression lines were described by the equations: $M = 67.9 + (-0.134)N_o + (0.102)AS$, ($r^2 = 0.99$, $F = 107.01$, df = 2,3, $P < 0.001$); $M = 105{,}48 + (-0.219)N_o + (0.263)AS$, ($r^2 = 0.97$, $F = 66.6$, df = 2,3, $P < 0.005$); and $M = 139.91 + (-0.276)N_o + (0.311)AS$, ($r^2 = 0.98$, $F = 126.88$, df = 2,3, $P < 0.001$) for days 7th, 9th and 11th respectively, where M = body mass per tadpole, No = initial density and AS = available active space per tadpole. The equations show that larval growth rate was dependent on initial density, but did not increase with the decrease of active space. The S-shaped growth curves (fig. 2) showed a right hand shift with crowding which suggests that growth rate of an individual was inhibited by the remaining members of the population.

Body mass at metamorphic climax was analysed by a multiple regression with time as a covariate of initial density. The regression line was described by the equation:

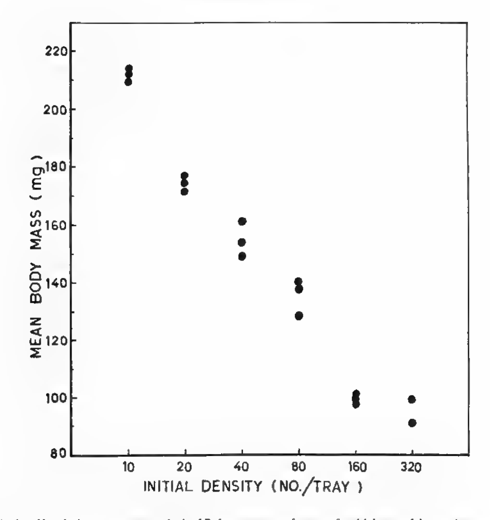


Fig 3. – Mean body mass at metamorphosis of *Bufo stomaticus* as a function of initial density of the population.

$M = 107.51 + (-0.783)N_0 + (7.149)t$, ($r^2 = 0.89$, $F = 12.68$, $df = 2,3$, $P < 0.05$), where M = body mass at metamorphic climax, N_0 = initial density and t = average time (days) taken for metamorphosis. This indicates that growth was dependent on initial density and was reflected in weight at metamorphosis but not on the time of metamorphosis, when time was considered as the covariate of initial density.

Regression of body mass at metamorphic climax on initial density with time as the covariate was highly significant. WILBUR & COLLINS (1973), DASH & HOTA (1980) and MISHRA & DASH (1984) suggested that metamorphosis is initiated only after a minimum threshold size is reached. The minimum threshold size observed in our experiment was 97.0 mg and the maximum size at metamorphosis was 212.3 mg (fig. 3). Body mass at metamorphic climax can be analysed from another angle, namely, larval growth was density dependent and body mass at metamorphosis was a reflection of growth rate. As there was a minimum threshold value, the larvae must grow for a definite minimum period in order to attain that

necessary threshold weight. Hence time of metamorphosis is dependent on initial density. The actual values of time taken for metamorphosis in different densities (12.3, 12.5, 13.2, 14.2, 15.4 and 33.5 days in case of densities of 10, 20, 40, 80, 160 and 320 respectively) showed that time of metamorphosis increased with increase in initial density. However, this difference in time of metamorphosis was not statistically significant when time was considered as the covariate in the analysis up to the 160 density stage. Considering the statistical analysis and non-linearity of metamorphic time with initial density, it can be concluded that for *B. stomaticus* larvae, time of metamorphosis was independent of initial density up to a certain level. But at very high density (320 individuals per tray) time of metamorphosis was dependent on initial density (i.e., larvae had to grow for 33.5 days to attain the minimum threshold weight).

Discussion

In this study the eggs came from a single local *B. stomaticus* population. Thus environmental and allelic heterogeneity among individuals was reduced. A greater proportion of the variance observed in the growth rate and metamorphosis can be accounted for by initial density of the populations in the experimental treatments.

More active space for tadpole means more of an oxygenated medium and hence an accelerated growth rate. Social interaction in aggregating toad tadpoles has a positive effect on metamorphic mass (Breden & Kelly, 1982). Beyond 260 ml of active space per tadpole, probably the social interaction among tadpoles was affected and hence a decline in growth has been observed. Visual inspection of growth curves (fig. 1) indicates that with an increase in active space tadpoles grew better up to a certain level (i.e., 260 ml active space per tadpole). Statistical analysis, however, showed that active space had an insignificant effect on larval growth.

Change in food level affected the larval growth in *Rana clamitans* (Steinwascher & Travis, 1983) and in *Hyla gratiosa* (Travis, 1984). But in the case of *Hyla chrysoscelis* food quality (protein to carbohydrate ratio) affected the larval growth (Steinwascher & Travis, 1983). The "crowding effect" was attributed to production of a particular substance by larger tadpoles that inhibits the growth of smaller members of the population (Richards, 1958). Gromko et al. (1973) and John & Fenster (1975) have argued that behavioural interactions and their influence on hormonal control of growth account for the crowding effect. Brockelman (1969) and Wilbur (1977) on *B. americanus* larvae, Dash & Hota (1980) on *Rana tigerina* and Mishra & Dash (1984) on *Polypedates maculatus* larvae interpreted the effect of density as the result of competition for food.

In the present study both available active space and food per individual decreased with increase in population density. Basing on the statistical analysis for the experiment on active space (Table I) we conclude that larval growth rate was more greatly affected by the increase in initial density than by the available active space. This is further supported by the multiple regression analysis of body mass on 7th, 9th and 11th day with available active space as the covariate of initial density; here it appears that body mass depended significantly on initial density, but not significantly on available active space. Analysis of variance (Table IV) shows that initial density had negative effect on larval growth rate. So we interpret the effect of

Table V. – Analysis of variance of body mass of *Bufo stomaticus* larvae as a function of initial density (lower density).

Source	Analysis of variance				
	df	SS	MS	F	P(0.05)
Density (10, 20, 40)	2	6862.37	3431.185	1 70	ns
Block (1, 2, 3)	2	555.683	277.842		
Density × Block	4	65.041	16.26		
Error	15	44948.287	2497.127		
Total	26	52431.381	2016.592		

density on growth rate as due to competition for food and more pronounced at high densities. This supports the findings of WILBUR (1977), DASH & HOTA (1980) and MISHRA & DASH (1984).

Schooling behaviour of aggregating tadpoles has been studied by many workers (WASSERSUG, 1973; WASSERSUG et al., 1981; BREDEN et al., 1982). NAKATA et al. (1982) were of the view that crowded tadpoles divide into two groups, a normally growing and a stunted group, when grown in a limited volume. The magnitude of such size sorting is species dependent and *Bufo* species show minimum size sorting (BREDEN et al., 1982). Increased conspecific interaction increases the time of metamorphosis for *Bufo americanus* (BREDEN & KELLY, 1982). Fig. 2 shows that time of metamorphosis increased with increase in density in our experiment. But the variation in time to metamorphosis is not statistically different up to a density of 160 tadpoles per tray. Therefore basing on the statistical analysis we conclude that in *B. stomaticus* larvae initial density has little effect on length of the larval period except at very high density (320 tadpoles per tray).

Bufo tadpoles generally school and for this reason one might expect that their growth might be less affected in nature by increased population density when compared with other non-schooling tadpoles, such as *Rana*. Results of the present study indicate that low densities (10, 20, 40 tadpoles per tray) do not affect larval growth rate significantly; indeed, Table V indicates that *Bufo* tadpoles differ from non-schooling tadpoles of *Rana*.

RÉSUMÉ

Des têtards de *Bufo stomaticus* ont été élevés dans différents "espaces d'activité" (volume d'eau par têtard), à diverses densités et avec des quantités contrôlées de nourriture. Dans tous les cas les courbes de croissance obtenues sont sigmoïdales. Bien que l'inspection visuelle de ces courbes laisse entendre que le taux de croissance larvaire augmente avec l'espace d'activité, les résultats ne sont pas statistiquement significatifs. L'espace d'activité, dans la fourchette de 63 ml à 500 ml par têtard, a donc un effet insignifiant sur la croissance et la métamorphose des têtards de *Bufo stomaticus*.

Dans nos élevages, le taux de mortalité ainsi que la mortalité absolue se sont avérés indépendants de la densité initiale. L'impact négatif de la densité sur le taux de croissance larvaire est attribué à la compétition pour la nourriture. Ainsi la masse corporelle dépend

directement de la densité initiale. En revanche cette dernière n'a pas d'effet significatif sur la durée de la vie larvaire jusqu'à la métamorphose, sauf à de très hautes densités (320 têtards pour 2,3 l d'eau), ce qui suggère que les têtards de *B. stomaticus*, qui vivent groupés ("schooling"), sont peut-être différents à cet égard des têtards de *Rana* qui vivent non groupés.

(Résumé traduit par A. Dubois)

Literature cited

Breden, F. & Kelly, C.H., 1982. – The effect of conspecific interaction on metamorphosis in *Bufo americanus*. *Ecology*, **63** : 1682–1689.

Breden, F., Lum, A. & Wassersug, R., 1982. – Body size and orientation in aggregates of toad tadpoles *Bufo woodhousei*. *Copeia*, **1982** : 672–680.

Brockelman, W.Y., 1969. – An analysis of density effects and predation in *Bufo americanus* tadpoles. *Ecology*, **50** : 622–644.

Dash, M.C. & Hota, A.K., 1980. – Density effects on the survival, growth rate and metamorphosis of *Rana tigerina* tadpoles. *Ecology*, **61** : 1025–1028.

De Benedictis, P.A., 1974. – Interspecific competition between tadpoles of *Rana pipiens* and *R. sylvatica*: an experimental field study. *Ecological Monographs*, **44** : 129–151.

Gromko, M.H., Mason, F.S. & Smith-Gill, S.J., 1973. – Analysis of the crowding effects in *Rana pipiens* tadpoles. *J. exp. Zool.*, **186** : 63–72.

Guyétant, R., 1970. – Influence of grouping upon the growth and metamorphosis of the midwife toad: *Alytes obstetricans*, evidence of a grouped effect. *C.R. Acad. Sci.*, (D), **271** : 2385–2388.

John, K.R. & Fenster, D., 1975. – The effects of partitions on the growth rate of crowded *Rana pipiens* tadpoles. *American Midland Naturalist*, **93** : 123–130.

Mishra, P.K. & Dash, M.C., 1984. – Metamorphosis of *Polypedates maculatus* (Gray, 1830): an analysis of crowding effect. *Alytes*, **3** : 163–172.

Morrison, D.F., 1976. – *Multivariate statistical methods*. Second edition. New York, McGraw Hill.

Nace, G.W. & Richards, C.M., 1972. – Living frogs. 3. Tadpoles. *Carolina Tips*, XXXV, No.12, Burlington, North Carolina: 45–46.

Nakata, K., Sokabe, M. & Suzuki, R., 1982. – A model for the crowding effect in the growth of tadpoles. *Biological Cybernetics*, **42** : 169–176.

Rao, C.R.N., 1923. – Notes on a collection of Batrachia from S. Waziristan. *J. Bombay nat. Hist.Soc.*, **29** : 131–135.

Richards, C.M., 1958. – The control of tadpole growth by alga-like cells. *Physiol. Zool*, **35** : 285–296.

Semlitsch, R.D. & Caldwell, J.P., 1982. – Effects of density on growth, metamorphosis, and survivorship in tadpoles of *Scaphiopus holbrooki*. *Ecology*, **63** : 905–911.

Smith-Gill, S.J. & Berven, K.A., 1979. – Predicting amphibian metamorphosis. *American Naturalist*, **113** : 563–585.

Steinwascher, K. & Travis, J., 1983. – Influence of food quality and quantity on early larval growth of 2 anurans. *Copeia*, **1983** : 238–242.

Travis, J., 1983. – Variation in growth and survival of *Hyla gratiosa* larvae in experimental enclosures. *Copeia*, **1983** : 232–237.

----- 1984. – Anuran size at metamorphosis: experimental test of a model based on intraspecific competition. *Ecology*, **65** : 1115–1160.

Wassersug, R.J., 1973. – Aspects of social behaviour in anuran larvae. *In*: J.L. Vial (ed.), *Evolutionary biology of the anurans*, Columbia, Univ. Missouri Press: 272–297.

Wassersug, R.J., Lum, A.M. & Potel, M.J., 1981. – An analysis of school structure for tadpoles (Anura: Amphibia). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **9** : 15–22.

Wilbur, H.M., 1976. – Density-dependent aspects of metamorphosis in *Ambystoma* and *Rana sylvatica*. *Ecology*, **57** : 1289–1296.

----- 1977. – Density-dependent aspects of growth and metamorphosis of *Bufo americanus*. *Ecology*, **58** : 196–200.

Wilbur, H.M. & Collins, J.P., 1973 – Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science*, **182** : 1305–1314.

Aires disjointes et taxons vicariants chez les Anoures du Cameroun: implications paléoclimatiques

Jean-Louis AMIET

Laboratoire de Zoologie,
Faculté des Sciences,
Université de Yaoundé,
B.P. 812, Yaoundé, Cameroun

The current discontinuities in the distribution areas of numerous orophilous species of Anuran Amphibians in Cameroon are due to the climatic warming up which followed the last cold phase of the Quaternary. During this cold phase, the limits of the vegetation levels went down and communications became possible between mountainous massifs. Taking into account both the climatic requirements of the orobionts and the topography of the Cameroonian territory, the annual mean temperature during the last cold phase can be estimated to have dropped by 3.5 to 4.5° Celsius.

On the other hand, the cases of vicariance which can be detected among various low altitude sylvan Anurans testify to an ancient discontinuity in the humid tropical dense forest, due to a dry and hot phase previous to the cold one.

INTRODUCTION

Après être restée trop longtemps négligée, l'étude des paléoclimats quaternaires au Cameroun connaît à présent un essor rapide grâce aux investigations entreprises en 1985 par LIVINGSTONE, MALEY et plusieurs autres chercheurs (MALEY, 1985, 1987; MALEY & BRENAC, 1985). Ces recherches, qui s'appuient surtout sur l'étude des pollens, permettront de connaître les modifications subies par la végétation et, par extrapolation, les principales caractéristiques des climats qui se sont succédés sur le territoire camerounais.

L'analyse des aires de répartition de diverses espèces d'Amphibiens Anoures (groupe constituant un matériel biogéographique particulièrement fiable[1]) peut aussi, dans certaines limites, contribuer à la connaissance des paléoclimats de cette région. Comme nous l'avons

1. Les Anoures peuvent fournir de meilleures informations biogéographiques que les Oiseaux et les Mammifères, entre autres, pour plusieurs raisons

– hétérothermes, ils dépendent plus étroitement qu'eux du facteur température;

– ils ne disposent d'aucun moyen de propagation rapide à longue distance, ce qui leur rend difficile le franchissement de secteurs défavorables: l'extension de leur aire de distribution est donc étroitement dépendante de celle de leur milieu d'élection;

– dans les formations montagnardes et en forêt planitiaire, la compétition trophique entre les espèces paraît faible (pas de spécialisation alimentaire, abondance des proies disponibles): ce facteur risque moins que chez les Oiseaux ou les Mammifères d'occulter le rôle des facteurs physiques dans la distribution des espèces.

en effet déjà signalé (AMIET, 1975, 1977, 1980), plusieurs cas de disjonction aréale ou de vicariance géographique — qui ressortent avec de plus en plus de netteté au fur et à mesure que progresse la cartographie des espèces (AMIET, 1983b) — témoignent du rôle déterminant joué par les variations paléoclimatiques quaternaires dans la dispersion, et même la différenciation, des espèces. Ces cas permettent aussi, en fonction de ce que nous savons de l'écologie des espèces, de dégager quelques "impératifs paléoclimatiques" qui, nécessairement, ont dû être satisfaits pour que soit assurée leur survivance ou leur extension sous des climats différents de l'actuel.

LES AIRES DISJOINTES CHEZ LES OROBIONTES CAMEROUNAIS ET LEUR INTERPRÉTATION

Sur les reliefs de la Dorsale camerounaise[2] (voir fig. 1), les cotes d'altitude 900–1000 m représentent pour les Amphibiens Anoures (et pour de nombreux autres animaux et végétaux), une limite écologique importante: c'est en effet à ce niveau que disparaissent de nombreuses espèces planitiaires alors qu'apparaissent les espèces orophiles, ou *orobiontes*[3], dont l'ensemble constitue l'*élément oro-camerounais* (AMIET, 1975).

Si on analyse la distribution verticale de ces orobiontes, on constate que:

(1) Certaines espèces apparaissent vers 900–1000 m puis se raréfient et disparaissent vers 1700–1800 m: *Afrixalus lacteus*, *Arthroleptis* sp. 7 (=*adolfi-friederici* sensu PERRET, 1966), *Astylosternus montanus*, *A. perreti*, *Cardioglossa venusta*, *Leptodactylodon bicolor*, *L. mertensi*, *L. polyacanthus punctiventris*, *Leptopelis m. modestus*, *Petropedetes perreti*, *Phrynobatrachus cricogaster*, *Phrynodon* sp. 1 et sp. 2, *Werneria tandyi*.

(2) D'autres ne descendent guère en-dessous de 1700–1800 m et ont leur optimum au-dessus de 2000 m; sur les Monts Bamboutos elles atteignent pour la plupart 2600 m d'altitude et il est possible qu'elles s'élèvent encore plus haut sur le Mont Okou: *Astylosternus ranoides*, *Cardioglossa oreas*, *C. trifasciata*, *Leptodactylodon axillaris*, *L. erythrogaster*, *L. perreti*, *Phrynobatrachus* sp. 2 et sp. 4, *Werneria bambutensis*, *Wolterstorffina mirei*.

(3) Un troisième groupe enfin comprend des espèces largement répandues au-dessus de 900–1000 m et dont la distribution se superpose plus ou moins à celle des espèces des

2. La Dorsale camerounaise est formée par un ensemble de reliefs qui, dans l'ouest du territoire, se dressent sur une zone de fracture dite "Ligne du Cameroun". D'abord orienté SSW-NNE, cet axe volcano-tectonique débute par les îles d'Annobon, Sao Tomé, Principe et Bioko (= Fernando Po) puis s'incurve, au niveau de l'Adamaoua, vers l'ENE pour se prolonger jusqu'en Ethiopie (CORNACCHIA & DARS, 1983) Dans ce qui suit, nous ne considérerons, sous le nom de Dorsale camerounaise, que la succession de massifs et de hauts plateaux qui vont du Mont Cameroun au sud au Tchabal Mbabo au nord (ce qui exclut les Monts Alantika et Mandara, dont la batrachofaune est d'ailleurs inconnue). Les principaux sommets de la Dorsale s'échelonnent entre 2000 et un peu plus de 4000 m d'altitude (Mont Cameroun: 4095 m). Pour une description plus détaillée de la Dorsale camerounaise, on se reportera à AMIET (1970) et à GOUHIER, NOUGIER & NOUGIER (1974).

3. Il n'existe pas, pour les animaux, de terme équivalent à celui d'orophyte, couramment employé pour les végétaux. Depuis 1963 (AMIET, 1963) nous avons utilisé celui d'orobionte, terme qui présente l'avantage de pouvoir s'appliquer à tout taxon, végétal ou animal, strictement localisé dans un ou plusieurs étages situés au-dessus de l'étage planitiaire.

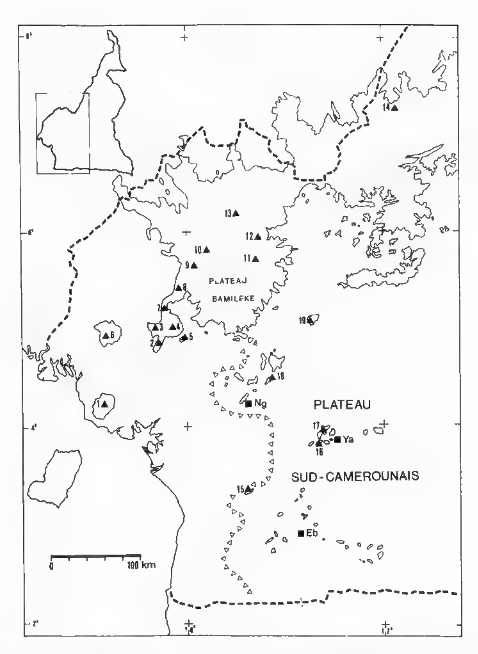


Fig. 1. Carte orographique de la partie sud-ouest du Cameroun. La courbe de niveau figurée est celle de 900 m (limite inférieure extrême des véritables orobiontes). La limite occidentale du Plateau sud-camerounais est approximativement représentée par les triangles clairs. Seuls les massifs mentionnés dans le texte sont reportés sur la carte. (1) Mont Cameroun (4095 m), (2) Mont Koupé (2064 m), (3) Monts Bakossi (1895 m), (4) Mont Manengouba (2411 m), (5) Mont Nlonako (1825 m), (6) Rumpi Hills ou Monts Rumpi (1768 m), (7) Mont Ekomane (1895 m), (8) Mont Ndaamengua (1965 m), (9) Monts Bamboutos (2740 m), (10) Monts de Santa (2621 m), (11) Mont Nkogam (2263 m), (12) Mont Mbam (2335 m), (13) Mont Okou (3011 m), (14) Tchabal Mbabo (2460 m), (15) Collines de Ngovayang (1090 m), (16) Mont Kala (1156 m), (17) Mont Mbam-Minkoum (1295 m), (18) Montagne de Ndom ou Massif de Nkohom (1302 m), (19) Mont Ngolep ou Montagne de Ngorro (1585 m). (Eb) Ebolowa, (Ng) Ngambé, (Ya) Yaoundé.

deux groupes précédents (sans toutefois en général s'élever aussi haut que celles du second): *Astylosternus rheophilus*, *Cardioglossa melanogaster*, *C. pulchra*, *Phrynobatrachus steindachneri*, *P. "werneri"* (probablement mélange d'espèces très semblables sinon jumelles, dont les distributions altitudinales pourraient être différentes).

Même en tenant compte d'inévitables variations locales et de quelques décalages dans les préférendums altitudinaux de certains orobiontes, il y a une nette corrélation entre les niveaux de distribution des Anoures et les étages de végétation reconnus par les phytogéographes, et en particulier par Letouzey, qui distingue les étages suivants (Letouzey, 1986)[4].

–*Etage submontagnard*, débutant entre 800 m (dans la partie sud de la Dorsale) et 1200 m (dans la partie nord) et s'étendant jusqu'à 1800–2200 m (sud) ou 1800–2000 m (nord)[5].

– *Etage afro–montagnard*, s'étendant de 1800–2200 m à 2800–3200 m dans le sud de la Dorsale, et de 1800–2000 m à au moins 2800 m au nord.

– *Etage afro–subalpin*, au-dessus de 2800–3200 m, c'est-à-dire, pratiquement, sur le seul Mont Cameroun, où il atteint le sommet (4095 m).

Pour la batrachofaune, la limite inférieure du submontagnard, c'est-à-dire la limite inférieure de distribution des véritables orobiontes, se situe un peu au-dessus de la limite indiquée par Letouzey, entre 900 et 1000 m à peu près. La cote 1000 m semble représenter la limite inférieure d'extension des orobiontes dans les massifs les plus septentrionaux, mais cela devra être vérifié car les données dont nous disposons pour le nord de la Dorsale sont encore insuffisantes.

De même, la limite submontagnard/montagnard, marquée par la raréfaction ou la disparition de plusieurs orobiontes remplacés par d'autres espèces plus alticoles, paraît se situer plus près de la cote 1800 m que des cotes 2000 à 2200 m mentionnées par Letouzey.

La concordance entre les limites de distribution verticale de la plupart des Anoures orophiles et celles des étages de végétation reste néanmoins remarquable. Elle confirme, s'il en était besoin, la portée biocénotique fondamentale du concept d'étage (voir à ce sujet

---

4. Ces données sont empruntées à la Notice de la Carte phytogéographique du Cameroun au 1/500.000 de Letouzey (1986).

Le schéma proposé en 1968 par le même auteur (Letouzey, 1968) différait de celui-ci par les points suivants:

(1) limite inférieure de l'étage afro-submontagnard comprise entre 1000 et 1200 m (au lieu de 800 et 1200 m), ce qui nous paraît mieux en accord avec la distribution altitudinale des Anoures;

(2) décalage vers le bas des limites inférieures des étages montagnard et subalpin, ce dernier débutant à partir de 2200–2500 m; dans cette conception, la plupart des grands massifs ont leur sommet dans l'étage subalpin. En ce qui concerne la batrachofaune, il serait peut-être possible (des recherches seront nécessaires sur ce point) de reconnaître un horizon caractérisé par un appauvrissement spécifique (dû à la disparition de diverses espèces répandues à la fois dans les étages submontagnard et montagnard) et un accroissement d'abondance des espèces les plus alticoles; ce niveau pourrait être assimilé aussi bien à un sous-étage supérieur de l'étage montagnard qu'à un afro-subalpin inférieur.

5. Le préfixe sub- ne signifie pas que cet étage soit incomplètement montagnard ou qu'il représente une simple zone de transition. En réalité, les modifications de la faune et de la flore lors du passage de l'étage planitiaire à l'étage submontagnard sont aussi importantes, et peut-être même plus marquées, que lors du passage du submontagnard au montagnard.

OZENDA, 1985 et AMIET, 1963, 1967)[6]. De plus, elle permet de supposer que, pour les Batraciens (et d'une manière plus générale pour les hétérothermes), la zonation dépend essentiellement du facteur température[7]. En effet, comme le souligne très justement OZENDA (1985), les limites des étages ne traduisent pas des écarts altitudinaux mais des écarts thermiques[8].

Quelques espèces (une demi-douzaine) ont une aire de répartition centrée sur des massifs montagneux mais peuvent, sur la périphérie de ces derniers, ou même en dehors, se rencontrer à des altitudes modestes (700–800 m, parfois moins) en compagnie d'une faune essentiellement planitiaire: afin de les distinguer clairement des orobiontes au sens strict, nous les avons placées dans un groupe à part, celui des espèces "monticoles" (AMIET, 1975). Le terme de "paramontagnardes" nous semble à présent préférable et sera utilisé ici.

Un corollaire important de ce qui précède est que le morcellement des aires de répartition que nous constatons à présent chez les Anoures orophiles tire son origine de variations passées du régime des températures: un refroidissement climatique a pour effet d'entraîner un abaissement général des limites d'étages, susceptible de permettre les communications entre les massifs, alors qu'un réchauffement entraîne une remontée de celles-ci, se traduisant par des disjonctions plus ou moins profondes des aires des orobiontes et une "insularisation" de leurs populations.

---

6. HAMILTON (1982), critiquant les déductions faites par divers auteurs — et en particulier MOREAU (1966) — à partir des disjonctions aréales chez les espèces de montagne, soutient qu'il n'y a pas de véritable zonation mais au contraire une variation continue de la flore et de la faune. Nous devons donc insister sur le fait que, en ce qui concerne les orobiontes de la Dorsale camerounaise, il est impossible de souscrire à cette opinion. Toutes nos observations montrent en effet que l'apparition des orobiontes, lorsqu'on s'élève en altitude, est un phénomène rapide et quasi simultané pour de nombreuses espèces. Nos recherches sur l'entomofaune de l'étage montagnard guinéo-équatorial du Mont Nimba, en Guinée, nous avaient montré le même phénomène (AMIET, 1963). En fait, lors du passage d'un étage (ou d'un sous-étage) à un autre, ce sont des écosystèmes complets qui se succèdent les uns aux autres. Contrairement à ce qu'avance HAMILTON, les zones de transition (ou de chevauchement) entre étages ne sont pas presque aussi hautes que les étages eux-mêmes: dans la Dorsale camerounaise, les changements d'étage se produisent sur une dénivellation de l'ordre de 200 m, alors que les étages ont une amplitude d'environ 1000 m.

De même, un autre argument proposé par HAMILTON ne nous paraît pas pouvoir être retenu: "...according to MOREAU (1966), zonation is atypical in three important montane areas, the East Usambara, Mt Cameroon and the Angolan Highlands. With such conspicuous exceptions, the idea of a 'normal' zonation becomes less easy to accept". Or MOREAU (1966 : 81) précise que ces anomalies dans la zonation résultent elles-mêmes d'anomalies climatiques dues à la situation géographique particulière des massifs incriminés, ce qui fait que ces exceptions ne font, en fin de compte, que confirmer la règle d'un étagement à déterminisme essentiellement climatique. D'autre part, dans le cas précis du Mont Cameroun, les phénomènes volcaniques récents, comme le signale LETOUZEY (1968), ont pu localement perturber la zonation. De toute façon, une exception limitée à un massif aussi peu étendu que le Mont Cameroun ne saurait remettre en question la généralité d'un phénomène vérifié à l'échelle de la Dorsale camerounaise dans son ensemble (voir aussi la Note 8 ci-dessous).

7 Les peuplements d'Arthropodes terricoles obéissent aux mêmes principes de distribution par étages que la végétation, et ceci aussi bien sur les montagnes d'Europe tempérée (AMIET, 1967) que sur celles d'Afrique de l'Ouest (AMIET, 1963).

8. Sur des montagnes abondamment arrosées comme celles de la Dorsale camerounaise (rappelons que les Monts Mandara et Alantika ne sont pas inclus dans notre dition), le facteur eau n'intervient que secondairement dans la distribution verticale des espèces, sauf peut-être sur le Mont Cameroun où, au-dessus de 2200 m environ, les précipitations décroissent nettement (SUCHEL, 1972).

Toutefois, dans des secteurs très pluvieux, une nébulosité importante peut entraîner une diminution appréciable de l'insolation et donc des moyennes de température, ce qui se traduira par un abaissement des limites d'étages. Deux faits signalés par D. THOMAS (1985) sur le Mont Cameroun, l'apparition de "montane tree species" à basse altitude sur le versant sud et, plus généralement, l'abaissement à 800 m environ de la limite de la "mid elevation forest" (correspondant à l'étage submontagnard) dans ce massif doivent être imputés à un phénomène de cet ordre On trouvera dans MALEY (1987) une étude détaillée de ces anomalies de la zonation et de leurs causes.

Si l'on admet que les températures moyennes annuelles décroissent à raison de 0,55°C pour 100 m d'élévation (au sujet du caractère quasi universel de ce gradient, voir le travail cité d'OZENDA) il devient alors possible d'estimer l'abaissement des températures moyennes annuelles lors de phases climatiques plus froides en s'appuyant:

– d'une part sur la limite inférieure actuelle de distribution des Anoures orophiles, donc en fait, pour la plupart d'entre eux, sur les limites inférieures des étages;

– d'autre part sur l'altitude des régions les plus basses qu'ont dû franchir ces Anoures pour passer d'un massif à un autre.

Les exemples suivants permettent d'illustrer ce mode d'estimation des paléotempératures (se reporter à la carte de la fig. 1 pour la localisation des reliefs cités).

CAS DES ESPÈCES PARAMONTAGNARDES DU MASSIF DE YAOUNDÉ

A proximité immédiate de Yaoundé, entre les orientations WSW et N, un secteur au relief très accidenté, comprenant des collines et des chaînons aux pentes souvent abruptes, peut être qualifié de "massif de Yaoundé". Plusieurs sommets y dépassent 1000 m, le plus élevé, celui du Mbam-Minkoum, atteignant 1295 m.

Trois espèces paramontagnardes sont connues du massif de Yaoundé: *Werneria preussi mertensiana*, *Wolterstorffina parvipalmata* et *Petropedetes parkeri*.

Les deux premières ne s'aventurent pas en-dessous de 800 m; elles n'ont été observées que sur les Monts Kala et Mbam-Minkoum (AMIET & PERRET, 1969). La troisième descend un peu plus bas (env. 750 m) et existe probablement sur toutes les collines dépassant 1000 m, dans la mesure où elles présentent de grandes parois rocheuses humides (AMIET, 1983a).

Ces 3 espèces sont à présent complètement isolées du reste de leur aire de distribution, constituée surtout par le pourtour de la Dorsale camerounaise, sur ses flancs sud et ouest, et par ses avant-postes (Mont Cameroun, Mont Rumpi: voir ci-après).

La faune batrachologique du massif de Nkohom (dit montagne de Ndom) et des collines de Ngambé n'est pas encore connue mais ces reliefs, dont l'altitude est comparable à celle des collines de Yaoundé, représentent un relais probable entre ces dernières et les hauteurs qui jalonnent le rebord sud du Plateau bamiléké, lui-même partie intégrante de la Dorsale camerounaise. Entre les massifs de Yaoundé et de Nkohom la zone actuellement défavorable aux espèces paramontagnardes (régions situées en-dessous de 750 m d'altitude) atteint une vingtaine de kilomètres à vol d'oiseau, au minimum, et s'abaisse à 300 m environ, le point le plus bas correspondant au fleuve Sanaga.

Le passage des espèces paramontagnardes d'un massif à l'autre implique un abaissement de leur limite inférieure de distribution de l'ordre de 450–500 m, et donc une diminution des températures moyennes annuelles au moins égale à 2,5°C.

CAS DES ESPÈCES PARAMONTAGNARDES DU MONT CAMEROUN

La batrachofaune du Mont Cameroun, bien connue depuis les recherches de MERTENS (1938, 1939), ne comprend apparemment pas d'autre orobionte que *Leptopelis m. modestus*

(et peut-être aussi un petit *Arthroleptis* endémique). En revanche, deux espèces paramontagnardes sont communes au-dessus de 800 m sur le versant est, *Werneria preussi* et *Wolterstorffina parvipalmata.*

On les retrouve, avec une riche faune orophile, sur les Monts Rumpi, au nord du Mont Cameroun. Toutefois, les possibilités de communications entre ces deux massifs sont plus difficiles que dans le cas précédent: les points les plus rapprochés où l'altitude atteint 800 m sont distants de près de 60 km et une zone très déprimée, s'abaissant à 60–100 m, les sépare.

Il faut donc supposer une diminution des températures moyennes annuelles de l'ordre de 4,5°C pour que les espèces paramontagnardes aient pu passer d'un massif à l'autre.

CAS DES ESPÈCES SUBMONTAGNARDES DES MONTS RUMPI

Situés au nord du Mont Cameroun et à l'ouest du complexe Monts Bakossi - Mont Manengouba - Mont Koupé, les Monts Rumpi (ou Rumpi Hills) constituent un vaste hémicycle ouvert en direction du sud-ouest et culminant au Rata Mount (1768 m).

Les espèces paramontagnardes (P) et submontagnardes suivantes y ont été répertoriées (AMIET, inédit): *Afrixalus lacteus*, *Cardioglossa venusta*, *Leptodactylodon bicolor*, *Phrynobatrachus cricogaster*, *P. werneri*, *Phrynodon* sp. 1 et sp. 2, *Werneria p. mertensiana* (P), *W. tandyi* et *Wolterstorffina parvipalmata* (P).

Le peuplement des Monts Rumpi en espèces submontagnardes a dû se faire à partir du Mont Manengouba, avec les Mont Bakossi comme relais, puisque, on l'a vu, il n'y a pratiquement pas d'orobiontes sur le Mont Cameroun. Si l'on prend 950 m comme limite inférieure de l'étage submontagnard dans cette région, il y a une vingtaine de kilomètres à vol d'oiseau entre les points favorables les plus rapprochées des Monts Bakossi et des Monts Rumpi, réunis par un chaînon ne dépassant guère 300 m d'altitude en son point le plus bas. Pour que les espèces submontagnardes aient pu franchir cet espace, il faut supposer que la limite inférieure de l'étage submontagnard s'est abaissée de 600–700 m, ce qui correspond à une diminution des températures moyennes annuelles de l'ordre de 3,5–4°C.

CAS DES ESPÈCES MONTAGNARDES DU MONT MANENGOUBA

Situé sur l'axe de la Dorsale camerounaise, le massif du Mont Manengouba culmine à 2411 m d'altitude.

Si l'on excepte les espèces endémiques (*Cardioglossa trifasciata* et *Leptodactylodon erythrogaster*), le contingent montagnard ne comprend que trois espèces: *Werneria bambutensis*, *Phrynobatrachus* sp. 2 et *Cardioglossa oreas* (cette dernière non signalée dans les publications précédentes: AMIET, 1972, 1975). Par rapport aux massifs centraux, Bamboutos, Santa et Okou, ce contingent est nettement appauvri. Il se trouve actuellement isolé de son foyer principal, centré sur les hauts massifs précités.

Le plus proche, celui des Bamboutos, est relié au Manengouba par une crête où les pointements de l'Ekomane (1895 m) et du Ndaamenguia (1965 m) constituent des relais possibles pour des espèces afro-montagnardes.

Si l'on prend la cote 1700 comme limite inférieure de répartition, ces espèces se heurtent actuellement à deux obstacles constitués par des parties de la chaîne où l'altitude s'abaisse jusqu'à 1100–1200 m:

– sur environ 20 km de distance entre le Manengouba et l'Ekomane,

– sur environ 30 km entre l'Ekomane et le Ndaamenguia.

Le franchissement de ces passages implique un abaissement de la limite inférieure de l'étage montagnard d'environ 600 m, ce qui équivaut à une diminution des températures moyennes annuelles de l'ordre de 3,5°C.

Cas des espèces montagnardes du Mont Nkogam

Le mont Nkogam est un petit édifice volcanique qui s'élève isolément sur le Plateau bamoun; il atteint 2263 m d'altitude.

Nous n'avons pu y trouver (peut-être en raison de l'extrême déboisement du massif) que deux espèces montagnardes: *Phrynobatrachus* sp. 2 et *Leptodactylodon perreti*.

A une dizaine de kilomètres au nord se dresse le massif du Mbam, plus étendu et un peu plus élevé (2335 m). Les orobiontes montagnards ont dû peupler le Nkogam à partir du Mbam, qui est lui-même en relation avec le grand massif d'Okou. Comme le Plateau bamoun, à peu près horizontal entre Mbam et Nkogam, se situe aux environs de 1150 m d'altitude, il faut supposer, pour que les espèces montagnardes puissent passer de l'un à l'autre, que la limite inférieure de l'étage s'est abaissée de 550 m, ce qui correspond à un abaissement des moyennes annuelles de température d'environ 3,5°C.

Les exemples précédents conduisent donc à supposer que, lors de périodes froides (et il s'agit ici sûrement de la dernière, comme nous le verrons plus loin), l'abaissement des températures moyennes annuelles a atteint 3,5 et même un peu plus de 4°C.

Il est d'ailleurs probable que cette estimation est en dessous de la réalité. En effet, la présence de quelques orophytes sur les sommets du massif de Yaoundé (Achoundong, 1985) et même de quelques *Podocarpus milanjianus* (= *P. latifolius* s.l.) relictuels[9] sur une colline proche d'Ebolowa, à 220 km au sud de Yaoundé (Letouzey, 1968) permet de penser que l'étage afro-submontagnard s'est étendu jusqu'au secteur de Yaoundé–Ebolowa.

Du peuplement submontagnard, le réchauffement subséquent n'a laissé subsister que quelques orophytes, les végétaux témoignant de capacités plus grandes que les animaux à survivre à des périodes climatiquement défavorables.

---

9. Seule Gymnosperme de la flore camerounaise, *Podocarpus milanjianus* (= *P. latifolius* s.l.) appartient à un genre plus diversifié en Afrique orientale et australe et trouvant au Cameroun sa limite ouest de répartition. Cet orophyte est représenté sur la plupart des massifs montagneux du Cameroun (sauf, apparemment, sur le Mont Cameroun) et atteint au nord les Monts de Poli. Le plus souvent disséminé en forêt submontagnarde ou montagnarde, il forme néanmoins des peuplements sur la Montagne de Ngorro et surtout sur le Mont Okou où les forêts de montagne, faute d'une protection adéquate, sont malheureusement en butte à une dévastation aussi rapide qu'irréversible. Pour plus de précisions sur *P. milanjianus*, voir Letouzey (1968, 1986).

D'autre part, il est possible que, durant la phase de réchauffement, les températures se soient élevées un peu au-dessus des moyennes actuelles: on constate en effet que, dans le massif de Yaoundé, *Werneria p. mertensiana* et *Wolterstorffina parvipalmata* ne se trouvent que sur les reliefs dépassant 1000 m (alors qu'ils peuvent vivre actuellement 150 à 200 m plus bas). Cette localisation peut s'expliquer par une remontée des limites inférieures de distribution telle que seuls les plus hauts sommets aient pu servir de refuges aux espèces paramontagnardes.

On ne peut interpréter les migrations et les disjonctions aréales des orobiontes sans tenir compte d'un autre facteur important, la végétation.

Pour la plupart des espèces paramontagnardes et submontagnardes, il nous paraît exclu que leur diffusion ait pu se produire sous une végétation autre que forestière. Certes, ces espèces peuvent se rencontrer en milieu "ouvert", dans des formations plus ou moins herbacées, mais ceci ne se produit que de façon très locale, à proximité de zones boisées.

L'existence de la forêt équatoriale, aussi bien planitiaire que submontagnarde, étant liée à une humidité atmosphérique élevée et à d'abondantes précipitations, il résulte de ce qui précède que la propagation des espèces orophiles (sauf peut-être les espèces montagnardes, susceptibles de peupler des secteurs largement déboisés) a dû se faire sous un climat à la fois plus froid et au moins aussi humide que le climat actuel.

Nous n'ignorons pas que cette conclusion est en désaccord avec les conceptions de paléoclimatologistes modernes (HAMILTON, 1982) qui ont montré que les périodes froides ont été plus sèches que la période actuelle, contrairement à ce que pensaient MOREAU (1966) et CARCASSON (1964). Nous nous contenterons de relever cette contradiction, non sans insister encore sur le fait que le peuplement des massifs isolés par les Anoures orophiles est, sauf pour quelques espèces, inconcevable sous un climat plus sec que l'actuel.

LES CAS DE VICARIANCE GÉOGRAPHIQUE DANS LA BATRACHOFAUNE SYLVICOLE PLANITIAIRE DU CAMEROUN

La batrachofaune sylvicole planitiaire comprend au Cameroun plusieurs couples de taxons affines, manifestement issus d'une même souche, et occupant des aires différentes, l'une occidentale, l'autre orientale ou sud-orientale.

Le degré de différenciation présenté par ces formes vicariantes, l'étendue des aires qu'elles occupent et la largeur des territoires qui les séparent sont très variables, comme on pourra en juger par les cas suivants.

LEPTODACTYLODON ALBIVENTRIS BUEANUS ET *L. A. ALBIVENTRIS* (fig. 2)

Décrits comme sous-espèces (AMIET, 1980) ces taxons mériteraient plutôt d'être considérés comme des espèces. Ils diffèrent modérément par leur livrée et leurs caractères sexuels secondaires, et fortement par leurs vocalisations.

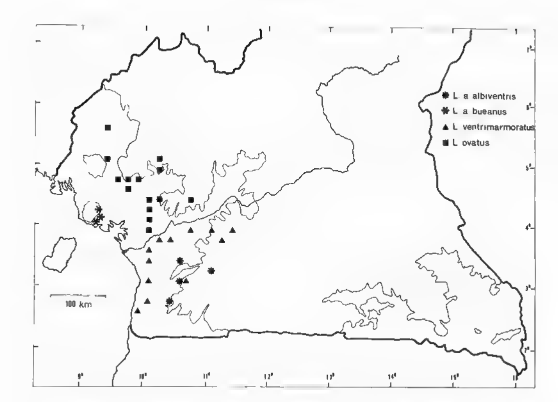


Fig. 2. Distribution de *Leptodactylodon a. albiventris*, *L. a. bueanus*, *L. ovatus* et *L. ventrimarmoratus*. Seuls les relevés personnels sont reportés sur cette carte, où ont été figurés le cours de la Sanaga et la courbe de niveau de 600 m.

Leurs aires de répartition sont actuellement séparées par environ 160 km à vol d'oiseau. Celle du premier comprend les basses pentes du versant est du Mont Cameroun et la colline de Bimbia, celle du second, un peu plus étendue, inclut la frange sud-ouest du Plateau sud-camerounais et les collines adjacentes.

Astylosternus diadematus et *A. batesi* (fig. 3)

A. batesi est répandu dans tout le Cameroun forestier au sud de la Sanaga, qu'il approche de très près, sans la franchir, dans la région d'Edéa; ce domaine englobe aussi bien le Plateau sud-camerounais que la Plaine littorale.

A. diadematus occupe une aire plus restreinte, contournant les pentes sud et ouest de la Dorsale camerounaise, depuis la région de Mamfe jusqu'à celle de Ngambé; sur le pourtour du Mont Cameroun, des populations quelque peu différentes représentent un avant-poste apparemment isolé de l'espèce.

Entre la Sanaga et la région de Ngambé s'étend une zone, large d'une cinquantaine de kilomètres, qui n'abrite pas d'*Astylosternus* de ce groupe.

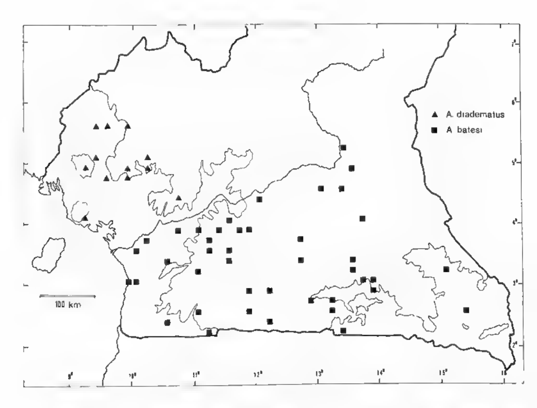


Fig. 3. Distribution de deux *Astylosternus* vicariants, *A. diadematus* et *A. batesi*. Seuls ont été reportés sur cette carte les relevés personnels, ainsi que le cours de la Sanaga et la courbe de niveau de 600 m.

LEPTODACTYLODON OVATUS ET *L. VENTRIMARMORATUS* (fig. 2)

Dans le cas présent, c'est l'aire du taxon occidental qui semble la plus étendue: *L. ovatus* atteint en effet la région d'Edéa vers le sud-est, le reste de son domaine se superposant à peu près à celui d'*A. diadematus* (il manque toutefois sur les basses pentes du Mont Cameroun).

L. ventrimarmoratus est localisé sur le versant ouest du Plateau sud-camerounais et dans les régions avoisinantes de la Plaine littorale; il ne pénètre sur le Plateau que très localement, dans les secteurs accidentés et bien arrosés (massif de Yaoundé).

Les deux espèces atteignent pratiquement chacune la Sanaga à hauteur d'Edéa (20 km environ à vol d'oiseau entre leurs stations les plus rapprochées). Ce fleuve représente une frontière commune de distribution difficilement franchissable pour ces Amphibiens à habitat assez spécialisé.

CARDIOGLOSSA NIGROMACULATA ET *C. GRATIOSA* (fig. 4)

A première vue, ces deux espèces paraissent nettement différentes par leurs caractères chromatiques. En fait, elles sont peut-être plus proches l'une de l'autre que celles des couples précédents. Leurs vocalisations sont différentes.

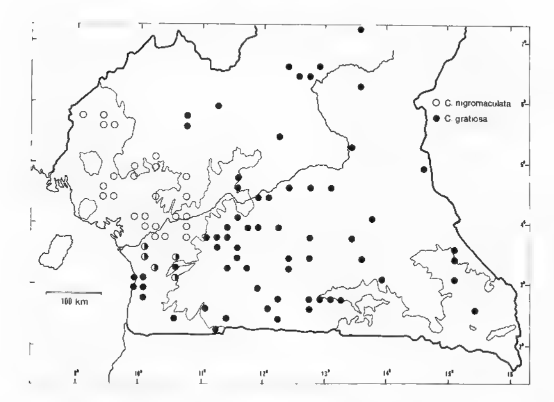


Fig. 4. Distribution de *Cardioglossa nigromaculata* et *C. gratiosa*. Seuls les relevés personnels ont été reportés sur la carte, où sont figurées aussi la Sanaga et la courbe de niveau de 600 m. Les populations à caractères mixtes ou intermédiaires sont symbolisées par des demi-cercles.

C. nigromaculata occupe toute la Plaine littorale depuis l'est du Nigéria jusqu'un peu au sud de la Sanaga; elle atteint la région de Mamfe vers le nord et celle de Ndikiniméki vers l'est.

C. gratiosa a une aire encore plus vaste, incluant non seulement tout le Plateau sud-camerounais mais aussi le Plateau de l'Adamaoua et le Plateau bamoun; son domaine comprend même une portion de la Plaine littorale dans la région de Kribi.

Nous ignorons quels sont les rapports spatiaux des deux espèces au nord de la Sanaga. En revanche, nous avons constaté qu'il y a, au sud de ce fleuve, une zone où les *Cardioglossa* de ce groupe présentent des caractères mixtes (y compris pour les vocalisations) tels qu'il est difficile de les rapporter à une espèce plutôt qu'à l'autre. Limitée vers l'est par les premières pentes du Plateau, cette zone s'étend entre le cours du Nyong et de la Kellé au nord et celui de la Lokoundjé au sud. Il est possible que dans ce territoire la superposition partielle des aires des deux espèces ait pour effet un taux élevé d'hybridation, peut-être favorisé par un isolement génétique incomplet. Quoi qu'il en soit, ce cas est différent des précédents, où les taxons vicariants étaient nettement séparés dans l'espace.

CAS D'*ARTHROLEPTIS VARIABILIS*, *PHRYNODON SANDERSONI* ET *PETROPEDETES NEWTONI*

Chez ces trois espèces il n'est pas possible de déceler de différenciation morphologique ni de discontinuité dans la distribution entre les populations occidentales et orientales.

En revanche, il y a une nette différenciation portant sur les appels nuptiaux (structure de la "phrase" chez *A. variabilis*, nombre et durée des notes chez *Phrynodon sandersoni*, tonalité des notes chez *P. newtoni*). L'état actuel des recherches ne permet pas encore de préciser comment s'effectue, sur le terrain, le passage d'une "forme vocale" à l'autre. On doit relever cependant que dans le cas de *Phrynodon* et de *Petropedetes* les populations de la région de Kribi ont les mêmes vocalisations que celles du versant ouest ou du rebord du Plateau, ce qui laisse supposer que la limite – ou la zone de transition – entre les formes vocales prend en écharpe la Plaine littorale, comme dans le cas de *C. nigromaculata* et *C. gratiosa*.

L'origine des couples de taxons vicariants ne peut être attribuée qu'à une ancienne discontinuité du massif forestier camerounais, résultant elle-même d'une régression de la forêt équatoriale planitiaire sous l'action d'une aridification du climat (AMIET, 1975, 1980). Le fait que les zones de transition ou les limites de distribution des formes vicariantes se trouvent dans la partie centrale du croissant de forêt atlantique qui borde le Golfe de Guinée laisse supposer qu'un hiatus important du massif forestier a dû se situer à ce niveau[10].

Ce morcellement a déterminé un processus classique d'évolution allopatrique, au cours duquel les espèces–souches sont allées plus ou moins loin sur la voie de l'isolement génétique et de la spéciation.

Il est possible que l'extension des formations herbacées, au cours de cette phase aride, ait été telle que la forêt équatoriale se soit trouvée reléguée dans quelques "sanctuaires"[11]. Il serait "logique de situer ces refuges dans des secteurs qui, de nos jours, bénéficient d'un surplus de précipitations et de nébulosité en raison de leur relief, de leur proximité de la mer et de leur exposition directe aux vents de mousson: même sous un climat plus sec que le climat actuel, de telles régions ont dû en effet être privilégiées par rapport aux territoires environnants et conserver une couverture forestière" (AMIET, 1980).

---

10. Comme nous l'avons déjà signalé (AMIET, 1975, 1977) la basse vallée de la Sanaga a dû constituer, pour les formations herbacées, une voie privilégiée de pénétration vers la côte lors de phases climatiques arides. Il est d'ailleurs frappant de constater que, encore à l'heure actuelle, la végétation acquiert dès Sakbayémé (à une centaine de kilomètres de la côte) un cachet mésophile prononcé, contrastant avec celui, très ombrophile, de la forêt atlantique voisine. Une quarantaine de kilomètres plus en amont, au niveau du confluent Mbam-Sanaga, vers 300–350 m d'altitude, s'étend une région fortement savanisée où LETOUZEY a découvert un arbre, *Zanthoxylum zanthoxyloides*, d'affinité soudanienne ou même soudano-sahélienne (LETOUZEY, 1986). Ces savanes du confluent Mbam–Sanaga représentent une avancée extrême des formations herbacées en direction de la mer (distante de 140 km à vol d'oiseau) et pourraient à ce titre être comparées à celles du "V baoulé" en Côte d'Ivoire.

11. De petites savanes à Rônier, complètement isolées en forêt au pied du Mont Cameroun (région de Bai), représentent peut-être des témoins ultimes d'une phase d'extension maximale des savanes dans la plaine littorale. Cette hypothèse se heurte cependant à une difficulté: la phase froide et humide au cours de laquelle se sont produits les échanges faunistiques entre le Mont Cameroun et le reste de la Dorsale est apparemment postérieure à la mise en place de ces savanes et il est vraiment difficile d'imaginer que le palmier Rônier — qui ne s'élève pas en montagne — ait pu résister à une longue phase de climat froid. Pour l'instant, ces savanes de la région de Bai gardent leur mystère.

Au moins pour les espèces recherchant les régions accidentées (*Leptodactylodon*, *Astylosternus*), deux secteurs ont pu jouer ce rôle de refuges:

"1) le versant occidental du Plateau sud-camerounais, et plus particulièrement la ligne de reliefs assez importants qui le double au sud du Nyong (chaîne de Ngovayang et collines la prolongeant vers le sud);

2) le glacis du Plateau bamiléké au fond du bassin de Yabassi ainsi que les versants sud et ouest des reliefs avancés de la Dorsale camerounaise (Monts Rumpi, Koupé, Manengouba, Nlonako...)" (Amiet, 1980).

Ceci, remarquons-le, implique que la phase sèche incriminée ait été aussi une phase chaude. En effet, sous un climat sec et froid, les refuges évoqués précédemment auraient été colonisés par des formations montagnardes, descendues sur les pentes en raison du refroidissement et ne laissant de ce fait que peu ou pas de place à la forêt "chaude" de type planitiaire.

Il semble que, durant la phase de régression forestière, ce soient les Anoures les plus spécialisés (*Astylosternus* et, surtout, *Leptodactylodon*) qui aient donné le plus de prise à la spéciation, alors que les plus euryéciques ne se différenciaient que modérément ou, plus souvent, pas du tout. Lorsque la forêt s'est de nouveau étendue, ce sont aussi les premiers qui ont eu le plus de difficulté à suivre sa progression, leurs populations manifestant une inertie telle qu'elles n'ont pas été capables d'occuper tout l'espace disponible (cas d'*Astylosternus diadematus* et des deux sous-espèces de *Leptodactylodon albiventris*).

Conclusion

L'analyse des aires disjointes et des phénomènes de vicariance géographique montrés par certains Anoures camerounais, en relation avec ce que l'on sait de leur écologie[12], conduit aux conclusions suivantes:

(1) La distribution actuelle des orobiontes et des espèces paramontagnardes implique un abaissement des températures moyennes de l'ordre de 3,5 à 4,5°C et l'existence d'une couverture forestière dense, donc des précipitations au moins aussi abondantes qu'actuellement.

(2) Les phénomènes de vicariance géographique reconnaissables chez certains Anoures sylvicoles planitiaires impliquent une rupture du manteau forestier équatorial qui n'a pu se produire que sous un climat plus sec et au moins aussi chaud que le climat actuel.

12 Il est en effet nécessaire, pour que ces extrapolations soient significatives, que les isolats d'une même espèce (orobiontes) ou les formes vicariantes (espèces sylvicoles planitiaires) aient actuellement la même écologie, ce qui est effectivement le cas pour les Anoures étudiés plus haut. En effet, une évolution allopatrique dans des aires différant par leurs conditions climatiques peut conduire à des taxons qui se distinguent non seulement sur le plan morphologique et vocal, mais aussi écologique. C'est peut-être un tel processus qui est à l'origine des espèces vicariantes altitudinales, apparemment issues d'une même souche, actuellement sympatriques, mais occupant des zones de distribution verticale plus ou moins décalées. Nous avons déjà eu l'occasion (Amiet, 1975, 1977, 1980) de citer plusieurs cas semblables: *Astylosternus montanus* / *A. diadematus* + *batesi*, *A. rheophilus* / *A. ranoides*, *Leptodactylodon boulengeri* / *L. ovatus* + *ventrimarmoratus*, *L. axillaris* / *L. perreti*, *Werneria bambutensis* / *W. preussi* + *tandyi*, *Cardioglossa* du groupe de *pulchra*, etc.

MALEY (1987) a récemment brossé un panorama des changements survenus dans la végétation de l'Afrique centrale et occidentale au cours du Quaternaire récent. Sa synthèse, remarquablement documentée, s'appuie aussi bien sur les données palynologiques (en particulier celles, toutes récentes, obtenues au Cameroun) que sur les travaux biogéographiques consacrés à divers groupes de végétaux et d'animaux et envisage même les facteurs qui ont pu contribuer aux modifications des conditions climatiques (principalement les upwellings, remontées d'eaux marines froides se répercutant sur le continent voisin par une diminution des températures et des précipitations).

A elle seule, l'étude de la distribution des Anoures du Cameroun ne permet évidemment pas d'aller aussi loin dans la reconstitution du passé climatique de ce territoire. Les conclusions auxquelles elle vient de nous conduire s'inscrivent néanmoins de façon généralement satisfaisante dans l'interprétation globale de MALEY (1987).

L'abaissement des températures moyennes que nous déduisons de la distribution des orobiontes (3,5–4,5°C) est inférieur à celui que propose MALEY (environ 6°C) mais notre méthode ne permet de définir que l'abaissement *minimal* nécessaire et suffisant pour permettre le passage d'un massif à l'autre. Il est certain que si cet abaissement a été en réalité plus important, les déplacements des orobiontes n'en ont été que plus faciles.

L'absence de différenciation — même vocale — que l'on constate chez les isolats d'Anoures orophiles permet de penser que leur phase d'extension à basse altitude été relativement récente. Elle a dû coïncider avec la phase froide de −25.000 à −15.000 B.P. mise en évidence, au Cameroun même, par l'étude palynologique des sédiments du Lac Barombi Mbo (MALEY, 1987).

En revanche, l'existence de plusieurs cas de différenciation et de vicariance décelables chez les Anoures sylvicoles planitiaires témoigne en faveur d'une plus grande ancienneté du phénomène de disjonction aréale, ayant permis une longue évolution indépendante des isolats qui s'étaient alors formés[13].

REMERCIEMENTS

MM. R. LETOUZEY et J. MALEY ont eu l'amabilité de relire et critiquer les versions successives de ce travail, qui doit beaucoup à l'expérience phytogéographique du premier et aux connaissances paléoclimatologiques du second: qu'ils soient assurés de ma gratitude pour leur amicale collaboration.

RÉSUMÉ

Les discontinuités actuelles dans les aires de distribution de nombreux Amphibiens Anoures orophiles du Cameroun sont dues au réchauffement climatique qui a suivi la der-

13. La batrachofaune planitiaire comprend des espèces endémiques très caractérisées, telles que *Conraua robusta*, *Petropedetes cameronensis*, *Astylosternus laurenti* et *fallax*, ou encore *Petropedetes palmipes*, dont l'origine pourrait remonter à une phase de régression forestière plus ancienne que celle que nous venons d'évoquer. Toutefois, nous n'observons pas ici de phénomène de vicariance mais, comme nous l'avons déjà suggéré, "il est assez compréhensible que plus l'on remonte dans le temps, plus on risque de perdre la trace d'un des taxons vicariants, soit parce que ses affinités réelles sont devenues difficiles à déceler, soit parce que les vicissitudes paléoclimatiques et paléogéographiques ont entraîné sa disparition" (AMIET, 1980).

nière phase froide du Quaternaire. Durant cette phase froide, les limites des étages se sont abaissées et des communications entre massifs montagneux plus ou moins éloignés ont été possibles. En tenant compte à la fois des exigences climatiques des orobiontes et de la topographie du territoire camerounais, il est possible d'estimer à 3,5–4,5°C l'abaissement des températures moyennes annuelles au cours de la dernière phase froide.

D'autre part, les cas de vicariance décelables chez divers Anoures sylvicoles planitiaires témoignent d'une discontinuité ancienne de la forêt dense tropicale humide, due à une phase climatique sèche et chaude antérieure à la phase froide.

Références bibliographiques

ACHOUNDONG, 1985. – *Etude écologique et floristique de la végétation des collines de Yaoundé au-dessus de 1000 m*. Université de Yaoundé, Thèse: 1–301.

AMIET, J.-L., 1963. – *Recherches sur le peuplement entomologique de l'étage montagnard guinéo-équatorial du Mont Nimba (Guinée)*. Lille, Thèse: 1–187, 10 pl. h. t.

----- 1967. – Les groupements de Coléoptères terricoles de la haute vallée de la Vésubie (Alpes-Maritimes). *Mém. Mus. natn. Hist. Nat.*, (n.s.), **46** : 125–214, 8 pl. h. t.

----- 1970. – Les Batraciens orophiles du Cameroun. *Ann. Fac. Sc. Cameroun*, **5** : 83–102.

----- 1972. – Description de cinq nouvelles espèces camerounaises de *Cardioglossa*. *Biologia Gabonica*, **8** : 201–231.

----- 1975. – Ecologie et distribution des Amphibiens Anoures de la région de Nkongsamba (Cameroun). *Ann. Fac. Sc. Yaoundé*, **20** : 33–107.

----- 1977. – Les *Astylosternus* du Cameroun (Amphibia Anura, Astylosterninae). *Ann. Fac. Sc. Yaoundé*, **23/24**: 99–228.

----- 1980. – Révision du genre *Leptodactylodon* (Amphibia Anura, Astylosterninae). *Ann. Fac. Sc. Yaoundé*, **27** : 69–224.

----- 1983 a. – Une espèce méconnue de *Petropedetes* du Cameroun: *P. parkeri* n. sp. (Amphibia Anura: Ranidae, Phrynobatrachinae). *Rev. suisse Zool.*, **90** : 457–468.

----- 1983 b. – Un essai de cartographie des Anoures du Cameroun. *Alytes*, **2** : 124–146.

AMIET, J.-L. & PERRET, J.-L., 1969. – Contribution à la faune de la région de Yaoundé (Cameroun). II. Amphibiens Anoures. *Ann. Fac. Sc. Cameroun*, **3** : 117–137.

CARCASSON, R. H., 1964. – A preliminary survey of the zoogeography of African butterflies. *E. Afr. Wildl. J.*, **2** : 122–157.

CORNACCHIA, M. & DARS, R., 1983. – Un trait structural majeur du continent africain. Les linéaments centrafricains du Cameroun au Golfe d'Aden. *Bull. Soc. géol. France*, (7), **25** : 101–109.

GOUHIER, J., NOUGIER, J. & NOUGIER, D., 1974. – Contribution à l'étude volcanologique du Cameroun ("Ligne du Cameroun", Adamaoua). *Ann. Fac. Sc. Cameroun*, **17** : 3–48.

HAMILTON, A. C., 1982. – *Environmental History of East Africa* London & New-York, Academic Press: 1–328.

LETOUZEY, R., 1968. – *Etude phytogéographique du Cameroun*. Paris, Lechevalier, Encyclopédie Biologique, **69** : 1–508.

----- 1986. – *Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1 : 500.000 (1985)*. Toulouse, Institut de la Carte internationale de la Végétation: 1–240.

MALEY, J., 1985 – *Histoire des variations climatiques et de la végétation du Cameroun au Quaternaire récent*. ORSTOM, rapport nov. 1985: 1–5.

----- 1987. – Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent: nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeoecology of Africa*, **18** : 307–334.

MALEY, J. & BRENAC, P., 1985. – *Analyses polliniques préliminaires du Quaternaire récent de l'Ouest Cameroun*. Symposium "Palynologie et Milieux tropicaux", Montpellier, oct. 1985.

MERTENS, R., 1938. – Herpetologische Ergebnisse einer Reise nach Kamerun. *Abh. Senckenb. naturf. Ges.*, **442** : 1–52.

--- 1939. – Über das Hohenvorkommen der Froschlurche am Grossen Kamerun-Berge. *Abh. Ber. Mus. Naturk. Magdeburg*, **7** : 121–128.

MOREAU, R. E., 1966. – *The Bird Faunas of Africa and its Islands.* London & New-York, Academic Press: 1–424.

OZENDA, P., 1985. – *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen.* Paris, Masson. 1–344, 1 carte h. t.

SUCHEL, J. B., 1972. – *La répartition des pluies et les régimes pluviométriques du Cameroun.* Travaux et Documents de Géographie Tropicale, n° 5, CEGET-CNRS: 1–287.

THOMAS, D., 1985. – *Montane forests of Cameroon.* Rapport, avril 1985.

Alytes, 1987, **6** (3-4): 116.

Dates de publication du journal *Alytes* (1982-1987)

Alain Dubois

Laboratoire des Reptiles et Amphibiens,
Muséum National d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France

En raison de difficultés diverses, les fascicules du journal *Alytes* n'ont pu toujours paraître à leur date prévue. Il a paru utile de présenter ici une liste des dates de parution réelles des fascicules publiés de 1982 à 1987, qui reprend en la complétant la liste donnée dans *Alytes* **2** (4): 177–179. Les dates indiquées sont les dates de publication au sens du *Code international de Nomenclature zoologique*, c'est-à-dire les dates de distribution ou d'expédition du journal aux abonnés.

Volume	Fascicule	Pages	Date figurant sur le fascicule	Date réelle de publication
1	1	1–15	Février 1982	26 février 1982
1	2	16–30	Septembre 1982	16 septembre 1982
1	3	31–49	Novembre 1982	29 novembre 1982
1	4	50–74	Décembre 1982	31 décembre 1982
2	1	1–28	Mars 1983	31 mars 1983
2	2	29–67	Juin 1983	30 juin 1983
2	3	68–111	Septembre 1983	30 septembre 1983
2	4	112–188	Décembre 1983	30 décembre 1983
3	1	1–48	Mars 1984	29 mars 1984
3	2	49–96	Juin 1984	29 juin 1984
3	3	97–116	Septembre 1984	25 septembre 1984
3	4	117–172	Décembre 1984	21 décembre 1984
4	1	1–40	Mars 1985	31 mai 1985
4	2	41–84	Juin 1985	8 août 1985
4	3	85–120	Septembre 1985	6 juin 1986
4	4	121–156	Décembre 1985	26 janvier 1987
5	1–2	1–96	Mars–juin 1986	13 mai 1987
5	3	97–152	Septembre 1986	15 septembre 1987
5	4	153–176	Décembre 1986	1er octobre 1987
6	1–2	1–84	Mars–juin 1987	29 décembre 1987

Rana catesbeiana Shaw, 1802 in Italy

Giovanni ALBERTINI* & Benedetto LANZA**

*Via Teano 8, 37128 Verona, Italia
**«Dipartimento di Biologia Animale e Genetica» e «Museo Zoologico "La Specola" (sezione del Museo di Storia Naturale)», Università di Firenze, Via Romana 17, 50125 Firenze, Italia

The Bullfrog, *Rana catesbeiana* Shaw, 1802, originally from North America east of the Rocky Mountains, was imported into Italy about 50 years ago. It is now acclimatized in a territory of about 650 km^2 in various parts of Tuscany, Latium and Po Valley. A list of the localities so far recorded for the species is provided and followed by short notes on the range extension and relationships with local vertebrates.

INTRODUCTION

The Bullfrog, *Rana catesbeiana* Shaw, 1802 originated east of the Rocky Mountains in North America, where Pleistocene fossil remains have been discovered (see TIHEN, 1954; HOLMAN, 1959, 1977; LYNCH, 1965). The species is now acclimatized west of the Rocky Mountains, in northern Mexico, and in Cuba, Jamaica, Bermuda, Hawaii, Japan and Italy (see HONEGGER, 1969 ; IWASAWA & TAKASAWA, 1974 ; VANNI & LANZA, 1978). FRAZER (1964), citing FITTER (1959), refers to a colony of Bullfrogs that existed in Surrey (Britain) around 1900.

The species was apparently introduced and acclimatized to Italy between 1932 and 1937 when 1 ♂ and 2 ♀♀ from Louisiana (U.S.A.) were released by *Gino Cavallero* on the Corte Brusca di Stradella farm [7 km (air) W Mantua in the Po Valley (CAPOCACCIA, 1957 ; ALBERTINI, 1970 a)]. The species then spread to the provinces of Verona and Rovigo and to the Po River delta. About 1935, the Ente Piscicoltura Agricola released some north American Bullfrogs in the province of Vercelli but these specimens failed to reproduce (ALBERTINI, 1970 a). Since then, however, the species has been reported in and seems to have acclimatized to, the provinces of Pavia (Lomellina : LANZA, 1962 a, 1962 b), Rome [near Pomezia (probably specimens from Texas : BRUNO, 1969) ; BAGNOLI & ALBERTINI, 1984 ; Bonifica di Maccarese : BRUNO, 1978 ; BAGNOLI & ALBERTINI, 1984], Pistoia and Florence (U.S.A. specimens : VANNI & LANZA, 1978, 1982), Reggio Emilia and Modena (Mantuan specimens : ALBERTINI, 1983). In addition, sightings and sporadic captures of specimens have been reported in the provinces of Ferrara (ALBERTINI, 1970 a), Brescia (BENNATI, MAZZI & SPORTELLI, 1975), Mantua, Verona, Rovigo and Bologna (ALBERTINI, 1983). More vague quotations refer to : Po Valley (LANZA, 1968 ; ARNOLD & BURTON, 1978, 1979, 1985 ; NOVAK, 1981 ; BALLASINA, 1984 a, 1984 b, 1984 c ; ENGELMANN et al., 1985 ; DIESENER & REICHHOLF, 1986), swamps and small lakes of Veneto (ANONYMOUS, 1968 a), rice-fields in the zones of Verona and Mantua (ALBERTINI & LOMBARDI, 1977), Italy (LANZA, 1982), ponds in the Verona province lowlands (DE FRANCESCHI, 1983), Po Valley, Tuscany and Latium (LANZA, 1983 ; BAGNOLI, 1985).

DISTRIBUTION

To date, *Rana catesbeiana* has been recorded from more than 160 Italian localities. The following list gives the region, province, locality, altitude, name of first collector (and/or observer or importer; in italics), date of introduction, collecting or sighting, bibliographic references, and result of the introduction [(–) = negative, (u) = uncertain or (+) positive acclimatization]; distances are by air.

PIEDMONT. *Asti.* **1.** (u) Environs of Cellarengo, ca. 300 m ; specimens from Rolo (Modena province) imported by *R. Marocco*, 23.V.1981 and 5.VIII.1982 ; present paper. *Novara.* **2.** (u) Environs of Càmeri, ca. 150 m ; specimens from Cellarengo (Asti province) and Rolo (Modena province) imported by *R. Marocco*, VI.1983 ; present paper. *Vercelli.* **3.** (–) Unspecified rice-fields, 130–150 m ; *R. Piacco*, 1967 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 69.

LOMBARDY. *Brescia.* **4.** (u) Torbiera (= peat-bog) of Iseo, ca. 1.7 km SW Iseo, 186 m ; *R. Bennati*, 1974 ; BENNATI, MAZZI & SPORTELLI, 1975, p. 134. *Mantua.* **5.** (u) Medole, Seriola Marchionale River, 62 m ; *F. Brigoni*, 1968 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 83. **6.** (u) Irrigation ditch deriving from the Fossa Molinella at Corte Fenilone, 500 m ESE Castiglione Mantovano (Roverbella), 36 m ; *P. Dalle Carbonare*, 1958 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 78. **7.** (u) Rice-field near Corte Prestinari (Roverbella), 34 m ; *J. Gibelli*, 1952 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 76. **8.** (u) Rice-field 200 m E Canedole (Roverbella), 31 m ; *B. De Guidi*, 1967 ; ALBERTINI 1970 a, p. 84. **9.** (+) Rice-fields near Dosso di Canedola (Roverbella), 31 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 80. **10.** (+) Rice-field 2 km N Villanova Maiardina (San Giorgio di Mantova), 31 m ; *R. Zambon*, 1983 ; present paper. **11.** (+) Ditches and canals around Castelbelforte, ca. 28 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 80. **12.** (+) Rice-field at Bigarello, 25 m ; *A. Pasini*, 1965 ; ALBERTINI 1970 a, p. 81. **13.** (+) Rice-fields and canals around Susano (Castel d'Ario), ca. 24 m ; *A. Pasini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **14.** (+) Rice-fields and ditches of San Giorgio di Mantova, ca. 22 m ; *G. Cavallero*, 1938 ; CAPOCACCIA, 1957, pp. 135-136. **15.** (+) Castel d'Ario, Canale Molinella, 24 m ; *A. Pasini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **16.** (+) Ditches near Stradella (Bigarello), 25 m ; *V. Montanari*, 1956 ; MONTANARI, 1956 (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 77). **17.** (+) Rice-field at Gazzo (Bigarello), 26 m ; *V. Montanari*, 1956 ; MONTANARI, 1956 (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 77). **18.** (+) Rice-field ca. 2 km SW Castel d'Ario, 23 m ; *S. Ruffo*, 1960 ; LANZA, 1962 b, p. 643. **19.** (+) Canal near Bazza (Bigarello), 23 m ; *C. Bagnoli*, 1976 ; BAGNOLI & ALBERTINI, 1984, p. 287. **20.** (+) Ditches at Corte Brusca di Stradella (Bigarello, border of the commune of San Giorgio Mantovano), 24 m ; *V. Montanari*, 1957 ; MONTANARI, 1957 (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 72). **21.** (+) Canale Acque Alte, 1.5 km W Mottella (San Giorgio di Mantova), 25 m ; *C. Ruggeri* and *B. Ruggeri*, 1968 ; RUPERTI, 1968 (see also ALBERTINI, 1970 a, pp. 84-85). **22.** (+) Rice-field at Cadè (Roncoferraro), 23 m ; *V. Montanari*, 1957 ; MONTANARI, 1957 (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 73). **23.** (+) Rice-fields near Villagrossa (Castel d'Ario), 20 m ; *A. Pasini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **24.** (+) Lago Inferiore (Mantua), 20 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 79 (see also ANONYMOUS, 1975, 1977). **25.** (+) Outskirts of Villanova de' Bellis (San Giorgio di Mantova), ca. 22 m ; *V. Montanari*, 1956 ; MONTANARI, 1956 (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 77, and 1972, p. 119). **26.** (+) Rice-field at Villa Garibaldi (Roncoferraro), 22 m ; *V. Montanari*, 1956 ; MONTANARI, 1956 (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 77). **27.** (+) Outskirts of Villa Garibaldi (Roncoferraro), ca. 20 m ; *V. Randoli*, 1960 ; ALBERTINI, 1970 a, pp. 78-79, and 1970 b, p. 10.

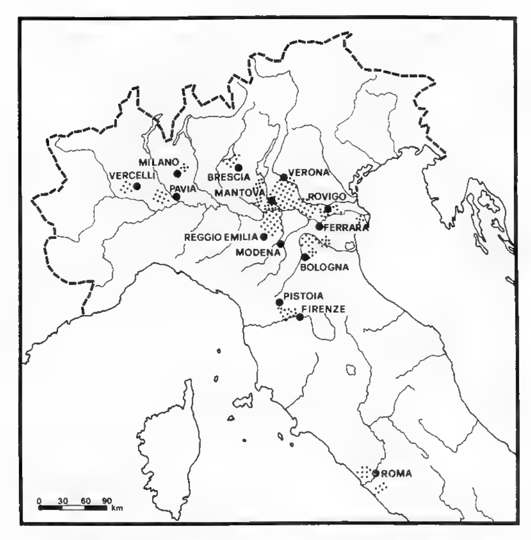


Fig 1. Distribution of *Rana catesbeiana* in Italy. Shaded areas are where the Bullfrog has been reported between 1935 and 1985.

28. (u) Swampy area between Mincio River and Bosco Virgiliano, SE side of Mantua, ca. 18 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970a, p. 81. **29.** (+) Rice-field at Roncoferraro, 18 m ; *A. Pasini*, 1965 ; ALBERTINI 1970 a, p. 81. **30.** (+) Ditches around Villimpenta, ca. 17 m ; *A. Pasini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **31.** (+) Rice-fields around Corte Rusta, 1 km S Pradello (Villimpenta), 17 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **32.** (+) Outskirts of Molinello di Nosedole (Roncoferraro), 17 m ; *A. Pasini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **33.** (+) Abandoned clay quarries near Corte Virgiliana, 1 km E Pietole Vecchia, 15 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **34.** (+) Rice-field near Corte Cagiona, 800 m N Nosedole (Roncoferraro), 17 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **35.** (u) Abandoned peat quarries in the Marcaria Valley, 800 m SE Marcaria, 25 m ; *C. Per-*

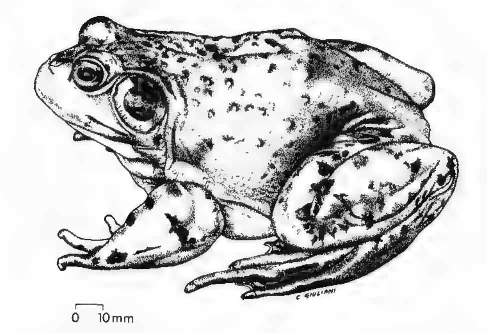


Fig. 2. A male of *Rana catesbeiana* collected near La Catena, in the province of Pistoia, Tuscany (from LANZA, 1983).

boni, 1980; ALBERTINI, 1983, p. 152. **36.** (u) Abandoned clay quarries near Formigosa, 15 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **37.** (+) Valle Verde, near Barbasso (Roncoferraro), ca. 20 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **38.** (+) Ditches near Nosedole (Roncoferraro), 17 m ; *A. Pasini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **39.** (u) Ditch between Pila di Poletto and Cavo Molinella, 4.5 km N Sustinente, 15 m ; *B. De Guidi*, 1967 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **40.** (+) Tartaro River up to ca. 2 km upstream from Bastione San Michele (Ostiglia), ca. 12 m ; *S. Boninsegna*, 1967 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 84. **41.** (+) Rice-field near Corte Cavallette (Serravalle a Po), 14 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **42.** (+) Rice-fields around Boaria Cavallette (Serravalle a Po), 15 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **43.** (+) Ditch at Corte Cavriana, 3.5 km N Ostiglia, 13 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **44.** (+) Ditches around Cardinala (Serravalle a Po), ca. 14 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **45.** (+) Canal Bianco at Le Calandre (Ostiglia), 13 m ; *A. Montolli*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 82. **46.** (u) Canale Senga, 800 m W Ponte Ventuno (Curtatone), 20 m ; *A. Geretti*, 1972 ; FREDDI, 1972 (see also ALBERTINI, 1983, p. 151, and footnote 1 of this paper). **47.** (−) Mincio River, along the bank facing Governolo (Bagnolo San Vito), 17 m ; *?* ; ANONYMOUS, 1956 (see also ALBERTINI, 1970 a, pp. 76-77). **48.** (−) Fossa della Pisa (Arrigona estate), 2 km NE San Giacomo Po (Bagnolo San Vito), 19 m ; *O. Simonazzi*, 1959 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 78. **49.** (−) Canale Fossa (Borgo Naviglio, near Ostiglia), 13 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **50.** (u) Canale Senga, 1 km NW Borgoforte, 20 m ; *A. Geretti*, 1973 ; ALBERTINI, 1983, p. 152. **51.** (u) Pond for sport fishing at Caminaccio, 1.5 km ESE Pegognaga, 19 m ; *S. Consolandi*, 1977 ; ALBERTINI, 1983, p. 152. **52.** (u) Cavo Fiuma, within the boundaries of Moglia, 19 m ; *G. Albertini*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 131. **53.** (u) Buscoldo, ca.

6 km SW Mantua, ca. 20 m ; *M. Bigazzi* (BIGAZZI, *in litteris*, 27.XII.1985). *Milan.* **54.** (−) Pond near Sesto San Giovanni, 140 m ; *?* ; ANONYMOUS, 1966 a, 1966 b, 1966 c, 1966 d, 1966 e, 1966 f ; LUCISANO, 1966 a, 1966 b ; BUZZATI, 1966 (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 69.). *Pavia.* **55.** (u) Unspecified rice-fields of the Lomellina, ca. 100 m ; *S. Ruffo, L. Soru* and *G. Albertini*, 1961 ; LANZA, 1962 b, p. 643.

VENETO. *Rovigo.* **56.** (u) Tartaro River at Marola Beozzi (Castelnovo Bariano), 11 m ; *M. Provasi*, 1965 ; ANONYMOUS, 1965 b (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 82). **57.** (u) Ditch 2 km SW Badia Polesine, towards the boundary with Baruchella (Badia Polesine), 11 m ; *C. Battizocco*, 1968 ; ANONYMOUS, 1968 b (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 84). **58.** (−) Adigetto River, along the western circumvallation of Rovigo, 7 m ; *T. Zanirato*, 1974 ; ANONYMOUS, 1974 a (see also ALBERTINI, 1983, p. 152). **59.** (+) Tartaro River, 200-300 m upstream from Zelo, 12 m ; *owner of the Manarin inn*, 1967 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 84. **60.** (u) Scolo Pereno, 500 m downstream from Case Chiavichino, along the road (Castelnovo Bariano), 12 m ; *E. Marangoni*, 1967 ; ALBERTINI, 1970 a, pp. 83-84. **61.** (u) Tartaro River, in an artificially excluded branch 1.2 km SE Zelo, 11 m ; *E. Maragna*, 1962 ; ANONYMOUS, 1962 a (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 80). **62.** (u) Canal Bianco at Trecenta, 11 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 82. **63.** (u) Canal Bianco at Palà (Ceregnano), 5 m ; *F. Degli Agostini*, 1974 ; ANONYMOUS, 1974 b (see also ALBERTINI, 1983, p. 152). **64.** (u) Unspecified locality of the lower Tartaro River, about 8 m ; *?* ; ANONYMOUS, 1962 a (see also ALBERTINI, 1970 a, pp. 79-80). **65.** (u) Bericetta, about 5 km W Adria, 3 m ; *N. Brintazzoli* (BIGAZZI, *in litteris*, 27.XII. 1985). **66.** (−) Villanova Marchesana, at the beginning of Ponte Street, in the canal Scolo di Crespino, 3 m ; *C.I. De Stefani*, 1967 ; ANONYMOUS, 1967 b, 1967 d (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 83). **67.** (−) In a "golena" (= an occasionally flooded level ground adjacent to a river bed) of the Po River, 400 m from the center of Crespino, 1 m ; *P. Rizzi*, 1961 ; CORRADINI, 1961 ; ANONYMOUS, 1961 (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 79). **68.** (u) "Golena" of the Po River at Ca' Venier (Porto Tolle), 1 m ; *E. Ferrari*, 1967 ; ANONYMOUS, 1967 a (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 83). **69.** (u) Rice-field at Ca' Dolfin (Porto Tolle), 1 m ; *L. Arduini*, 1963 ; ALBERTINI, 1970 a, pp. 80-81. **70.** (u) Rearing attempt at Gorino, near the Po di Goro mouth (Ariano nel Polesine), 1 m ; *L. Morelato*, 1962 ; ANONYMOUS, 1962 b (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 80). *Verona.* **71.** (−) Ditch near the Santa Caterina dike, S Verona, 48 m ; *A. Montolli*, 1967 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 83. **72.** (−) Ditch at Settimo di Gallese (Buttapietra), 38 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 80. **73.** (−) Fish breeding pond at Valmarana, 1.5 km SW Ronco dell'Adige, 21 m ; *R. Ghirardi*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 152. **74.** (−) Fosso Basilea, between Ca' Bassa and Corte Passo Lungo di Vo Pindemonte (Isola della Scala), 35 m ; *M. Zarantonello*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 80. **75.** (−) Fossa della Natalina, near Natalina, 500 m S Vigasio, 36 m ; *A.M. Tescaroli*, 1955 ; ANONYMOUS, 1955 (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 76). **76.** (−) Fosso dei Prè, near Vo Pindemonte (Isola della Scala), 34 m ; *M. Zarantonello*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 80. **77.** (−) Corte Oseggiolo (Isola della Scala), 30 m ; *M. Zarantonello*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 80. **78.** (u) Ditch flanking the road at Colombare (Nogarole Rocca), 35 m ; *E. Micheletti*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 80. **79.** (−) Rice-field 1 km NE of Corte Alta (Erbé), 28 m ; *E. Marcolongo*, 1969 ; ALBERTINI, 1971, p. 33. **80.** (+) Rice-field at Roncolevà (Corte Alta estate) (Trevenzuolo), 29 m ; *U. Toajar*, 1969 ; ALBERTINI, 1971, p. 31. **81.** (u) Tione River at Pontepossero (Sorgà), 25 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **82.** (u). Rice-fields around Corte Demorta di Pontepossero (Sorgà), 27 m ; *U. Toajar*, 1969 ; AL-

BERTINI, 1971, p. 31. **83.** (u). Tione River at Torre di Masino (Sorgà), 23 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **84.** (+) Tione River, ca. 1 km W Bonferraro, 20 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 80. **85.** (−) Fosso della Pila, 150 m E Brancon (Nogara), 19 m ; *S. Baroni*, 1969 ; ALBERTINI, 1971, p. 32. **86.** (+) Frescà River, 1.2 km NW Correzzo (Gazzo), 15 m ; *G. Negrini*, 1967 ; ANONYMOUS, 1967 c (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 84). **87.** (+) Ditch at Correzzo (Gazzo), 15 m ; *G. Vesentini Paiotta*, 1969 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 85. **88.** (+) Tartaro River, on the outskirts of Gazzo Veronese, 15 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **89.** (u) Ditches near Corte Castellazzo, 1 km E Borghesana (Casaleone), 12 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI,1970 a, p. 81. **90.** (+) Porto di Maccàcari (Gazzo), 15 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 81. **91.** (−) At the beginning of the canal siphoning water from the Adige River to the Fratta River, between Begosso (Verona) and Castelbaldo (Padua), 12 m ; *B. Guarise* and *C. Sturaro*, 1965 ; ANONYMOUS, 1965 a; PEZZATO, 1965 (see also ALBERTINI, 1970 a, pp. 82-83). **92.** (+) Confluence between Tartaro and Frescà rivers, 2 km S Maccàcari (Gazzo Veronese), 14 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 82. **93.** (+) Rice-field 4 km SSE San Pietro in Valle (estate of "Cassa di Risparmio di Verona, Vicenza e Belluno") (Gazzo Veronese), 14 m ; *M. Armigliato*, 1969 ; ALBERTINI, 1971, p. 32. **94.** (+) Tartaro River at Bastione San Michele (Cerea), 11 m ; *G. Albertini*, 1965 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 82. **95.** (+) Menago-Emissario Principale confluence, 1 km S Santa Teresa in Valle (Cerea), 11 m ; *L. Frigo*, 1970 ; ALBERTINI, 1971, p. 33. **96.** (+) Scolo Divisorio, near Casa Serego, 1.7 km SE Santa Teresa in Valle (Cerea), 11 m ; *G. Albertini*, 1970 ; ALBERTINI, 1971, p. 33. **97.** (+) Tartaro River, to ca. 2 km downstream from Bastione San Michele (Cerea), 11 m ; *S. Boninsegna*, 1967 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 84. **98.** (+) Canal Bianco, upstream from the bridge to Bergantino, 2 km S Santa Teresa in Valle (Cerea), 11 m ; *G. Albertini*, 1970 ; ALBERTINI, 1971, p. 34. **99.** (+) Ibidem, 4 km E Torretta (Legnago), 11 m ; *G. Albertini*, 1970 ; ALBERTINI, 1971, p. 34. **100.** (+) Emissario Principale at Torretta Veneta (Legnago), 10 m ; *L. Frigo*, 1970 ; ALBERTINI, 1971, p. 33. **101.** (+) Canale Tartaro Nuovo, 2.5 km S Santa Teresa in Valle (Cerea), 11 m ; *G. Albertini*, 1970 ; ALBERTINI, 1971, p. 33.

EMILIA ROMAGNA. *Bologna*. **102.** (−) Ditch at Rubizzano (San Pietro in Casale), 14 m ; *G. Taddia* and *M. Lodi*, 1969 ; ANONYMOUS, 1969 (see also ALBERTINI, 1983, p. 151). **103.** (−) Marmorta (Cooperativa Agricola "G. Massarenti" estate) (Molinella), 8 m ; *B. Selva*, 1956 ; ALBERTINI, 1970 a, p. 78. **104.** (−) Bologna (garden of the Istituto di Zoologia dell'Università) ; *A. Ghigi*, 1936 ; GHIGI, 1950, 3rd vol., pp. 635-637. **105.** (+) Altedo (Malalbergo), 11 m ; *M. Bigazzi* ; BIGAZZI, *in litteris*, IX. 1983 and XII. 1985. *Ferrara*. **106.** (−) Campotto (6 km SW Argenta), 7 m ; *M. Bigazzi* ; BIGAZZI, *in litteris* 27.XII.1985. **107.** (−) Retting - pit at Saraceno Secondo, near Santa Maria Codifiume Argenta), 10 m ; Don *A. Magri* and *F. Vanni*, 1957 ; ANONYMOUS, 1957 ; VANNI, 1957 (see also ALBERTINI, 1970 a, p. 77). **108.** (u) Bosco della Mesola, ca. sea level ; *G. Mazzeo*, ca. 1985 ; BIGAZZI, *in litteris*, 27.XII.1985. *Modena*. **109.** (u) Lower Cavo Lama canal, 1 km from the water-scooping machine "Le Mondine", 5 km NE Carpi di Modena, ca. 18 m ; *G. Perotti*, 1981 ; ALBERTINI, 1983, p. 141. **110.** (+) Ponds on the "Laguna" farm ; 1.7 km N Fòssoli Gruppo (Carpi), 19 m ; *A. Borsari*, 1968 ; ALBERTINI, 1983, pp. 137-140. **111.** (u) Pond of the "Isola Verde" fishing club and nearby ditches, 1.5 km NNW Fòssoli Gruppo (Carpi), 19 m ; *S. Consolandi*, 1977 ; ALBERTINI, 1983, p. 137. **112.** (u) Cavone Stream at Ponte della Pietra, 2.5 km SSW Novi di Modena, 19 m ; *D. Corsi*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 137. **113.** (u) Rolo, near Novi di

Modena, ca. 20 m ; *R. Marocco*, 23.V.1981 and V.1982 ; present paper. **114.** (+) Fish ponds of the Fondo Carso, along the Remesina road, 1.5 km SSW Fòssoli Gruppo (Carpi), 19 m ; *U. Zini*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, pp. 140-141. **115.** (u) Rice-fields near Corte Venezia, 1.5 km SW Fòssoli Gruppo (Carpi), 19 m ; *S. Consolandi*, 1978 ; ALBERTINI, 1983, p. 141. **116.** (+) Fish ponds around Case Bruciate, 3 km N Fòssoli (Carpi), 19 m ; *E. Pederzini*, 1981 ; ALBERTINI, 1983, p. 141. **117.** (u) Middle tract of Cavo Lama Stream, 400 m W Bosco di Rovereto sulla Secchia (Novi di Modena), 19 m ; *A. Carlini*, 1981 ; ALBERTINI, 1983, p. 141. **118.** (u) Canale Fantozza, 600 m NE Ponte Ranaro, at Budrione Valle (Carpi), 20 m ; *F. Losi*, 1981 ; ALBERTINI, 1983, pp. 141-142. **119.** (+) Fish breeding ponds of Guastalla farm at Ranaia, 2.5 km NE Fòssoli (Carpi), 19 m ; *A. Carlini*, 1981 ; ALBERTINI, 1983, p. 143. **120.** (+) "Bastiglia" sport fishing ponds, 800 m SE of Budrione (Carpi), 25 m ; *A. Cantarelli*, 1981 ; ALBERTINI, 1983, p. 143. **121.** (u) Lowplain of Modena province ; *?* ; RABACCHI, 1984, p. 39. *Reggio Emilia.* **122.** (u) Bonifica Vecchia Mantovana canal, 300 m W Corte Catania, 2 km N Reggiolo, 18 m ; *G. Roersi*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 133. **123.** (−) Abandoned, flooded gravel and clay quarries near San Girolamo (Guastalla), 19 m ; *G. Roersi*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 141. **124.** (u) Canale Redefossi, near the Bruschina Valley, 2.2 km S Brugneto (Reggiolo), 19 m ; *G. Roersi*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 133. **125.** (u) Collettore Reggiano, near the railroad bridge between Rolo and Suzzara, about 2 km from the Rolo station, 19 m ; *D. Corsi*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, pp. 129-130. **126.** (+) Cavo Fiuma, near the bridge + canal named "Botte", 2 km N Rolo, 18 m ; *R. Savani*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 131. **127.** (+) Collettore Reggiano, near Ponte Nuovo, 2.5 km NE Rolo, 19 m ; *R. Savani*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 130. **128.** (+) Cavo Fiuma, near Chiavica dei Pescatori, 2.5 km S San Girolamo (Guastalla), 18 m ; Don *I. Iori*, 1973 ; ALBERTINI, 1983, p. 131. **129.** (u) Battistona Bassa Valley, near "i Bruciati", S Brugneto (Reggiolo), ca. 18 m ; *G. Ferrari*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 133. **130.** (u) Canale Barbanta, 1.5 km N Rolo (Reggio Emilia), 19 m ; *S. Ceresoli*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 136. **131.** (+) Valle dei Bruciati (local name : Brusà), S Brugneto and Cavo Fiuma (Reggiolo), ca. 18 m ; *R. Barilli*, 1973 ; ALBERTINI, 1983, p. 133. **132.** (u) Cavo Fiuma, 500 m E Ponte di Pietra, 2 km SE San Giacomo (Guastalla), 20 m ; *R. Bigliardi*, 1977 ; ALBERTINI, 1983, p. 131. **133.** (u) Bagna Valley, SW Brugneto (Reggiolo), ca. 18 m ; *A. Garuti*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 130. **134.** (u) Valletta Valley, in the northernmost part of the territory of Novellara, 18 m ; *A. Garuti*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, pp. 130-131. **135.** (+) Canale Linarola, 500 m from Bettolino towards Torrione Reggiolese, 3.2 km S Brugneto, 19 m ; *G. Albertini*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, pp. 133-134. **136.** (+) Rice-fields 2.5 km NW Fabbrico, 19 m ; *L. Gardinazzi*, 1974 ; ALBERTINI, 1983, p. 136. **137.** (+) Fosso dei Mulini, near the Varini farm (Bettolino), 5.5 km N Campagnola Emilia, 20 m ; *F. Varini*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 134. **138.** (+) Ditches near the "Sacca dello Sculazzo", 2.5 km NNW Reatino (Novellara), 18 m ; *G. Ferrari*, 1978 ; ALBERTINI, 1983, p. 130. **139.** (+) Canale Linarola at Ca' Bosco, 800 m from Bettolino, along the road to Campagnola Emilia, 20 m ; *R. Bigliardi*, 1977 ; ALBERTINI, 1983, pp. 134-135. **140.** (+) Canale Naviglio, near Molino di Rolo, 800 m W Rolo, 20 m ; *D. Corsi*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 136. **141.** (u) Game - and fishing - preserve near "il Bottegone", 1.5 km from Bernolda, along the road leading to the "valli" ("valle" = a reclaimed lowland) (Novellara), 19 m ; Don *M. Veroni*, 1972 ; ALBERTINI, 1983, pp. 135-136. **142.** (+) Canale della Minara at the confluence with the canal of Linarola (Chiavica della Minara), 900 m from Bernolda coming from Novellara, 20 m ; *U. Bigliardi*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 135. **143.** (+) Collettore Reggiano (also called Bonifica Bassa), near Villa Valle, 2.3 km NW Reatino

(Novellara), 19 m ; *A. Lanza*, 1977 ; ALBERTINI, 1983, p. 129. **144.** (+) Canale della Minara, 1 km N Reatino (Novellara), 19 m ; *R. Bigliardi*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 136. **145.** (u) Canale della Baciocca, near Barchessina, 2.5 km NW Novellara, 19 m ; *A. Garuti*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 129. **146.** (u) Rice-field 1.5 km NW Santa Vittoria, near Casa Bisa (Gualtieri), 23 m ; *O. Spaggiari*, 1977 ; ALBERTINI, 1983, p. 128. **147.** (u) In the tract of the Cavo Bondione canal named "Cavone" at Cantonazzo, about 2 km S Rolo, 20 m ; *D. Corsi*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, pp. 136-137. **148.** (u) Canale della Baciocca at Canova, 2 km NW Novellara, 20 m ; *A. Garuti*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 129. **149.** (u) Canale Bondeno, 200 m W Colombara, 4 km W Novellara, 20 m ; *R. Bigliardi*, 1977; ALBERTINI, 1983, p. 129. **150.** (u) Fish pond in the Capanna estate, 2 km SSW Santa Vittoria, near Ca' Cantona (Gualtieri), 22 m ; *O. Spaggiari*, 1977 ; ALBERTINI, 1983, p. 128. **151.** (u) Rice-fields on the Vilma farm, near the bridge known as Ponte Bricciole, 2.5 km NW San Giovanni della Fossa (Novellara), 22 m ; *O. Spaggiari*, 1977 ; ALBERTINI, 1983, p. 129. **152.** (u) Canale Bondeno, 200 m upstream from Ponte Bricciole, 2.5 km NW San Giovanni della Fossa (Novellara), 22 m ; *G. Ligabò*, 1973 ; ALBERTINI, 1983, pp. 128-129. **153.** (−) Canale Cartoccio at Bellaria Piccola, 1.5 km N San Giovanni della Fossa (Novellara), 24 m ; *G. Ferrari*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 129. **154.** (−) Fish pond on the Minghella estate, 3.5 km W San Giovanni della Fossa (Novellara), 24 m ; *G. Ferrari*, 1980 ; ALBERTINI, 1983, p. 128.

TUSCANY. *Firenze.* **155.** (+) Tozzinga ditch, near Sant'Angelo a Lècore (Campi Bisenzio), about 35 m ; *F. Pacini*, 1976 ; VANNI & LANZA, 1978, p. 45. **156.** (−) Near Comeana, 300 m from the Ombrone Pistoiese Stream (Carmignano), ca. 65 m ; *M. Biscardi*, 1978 ; VANNI & LANZA, 1978, p. 58. **157.** (+) Artificial pond near Castelletti, ca. 2 km NW Signa, ca. 50 m ; *F. Pacini*, 1986 ; present paper. **158.** (u) Padule (= swamp) dell'Osmannoro and other ponds just W Florence, near Peretola, ca. 40 m ; *?* ; LEGA ITALIANA PROTEZIONE UCCELLI, DELEGAZIONE DI FIRENZE, 1983, p. 24. *Pisa.* **159.** (u) Tenuta di San Rossore, W Pisa, sea level ; *?* ; LANZA, 1983, p. 119. *Pistoia.* **160.** (+) Stella Stream near Casini (Quarrata), ca. 40 m ; *F. Pacini*, 1976 ; VANNI & LANZA, 1978, p. 45. **161.** (u) Fosso (= ditch) Vermiglia (subaffluent of the Ombrone Pistoiese Stream), near Quarrata, about 45 m ; *F. Pacini*, ca. 1978 ; VANNI & LANZA, 1978, p. 45. **162.** (+) Colecchia Stream near Quarrata, ca. 48 m ; *F. Pacini*, 1980 ; BATINI, 1981, p. 179 : interview granted by *B. Lanza* (see also VANNI & LANZA, 1982, p. 7). **163.** (+) Near La Catena, close to the border between Quarrata and Poggio a Caiano, ca. 38 m ; *D. Drovandi* and *P. Masini*, 1979 ; BATINI, 1981, p. 179 : interview granted by *B. Lanza* (see also VANNI & LANZA, 1982, p. 7). **164.** (+) Castelnuovo, ca. 6 km SSW Prato, 42 ; *F. Pacini*, ca. 1980 ; present paper.

LATIUM. *Rome.* **165.** (u) Fish-rearing ponds close to the Centro 3 of the Bonifica di Maccarese, ca. 5 m ; *C. Bagnoli*, 1974 ; BRUNO, 1978, p. 130. **166.** (u) Fish-rearing ponds 800 m SW Centro 6 of the Bonifica di Maccarese, ca. 5 m ; *C. Bagnoli*, 1974 ; BRUNO, 1978, p. 130. **167.** (u) Rio (= stream) Torto, 2.5 km SW Cerqueto (Pomezia), ca. 50 m ; *A. Pallavicini*, 1968 ; BRUNO, 1969, p. 147 (see also BAGNOLI, 1985, p. 33).

RANGE EXPANSION

The Bullfrog has expanded its range in Italy in various ways since it was first introduced from America.

Larval and adult phases followed the network of canals, drainage and irrigation ditches in the plains where rice-fields, ponds and sluggish streams with surface vegetation provide excellent habitat. At first, many farmers were hostile to the Bullfrog because they were fearful of its mysterious "bellow" (see e.g. TEZZA, 1971). Once the food value of Bullfrog meat was discovered, however, many farmers and sport fishing groups purposely introduced Bullfrogs to their property. Regional organizations, such as the "Consorzio per la Tutela della Pesca della Venezia Euganea" (Union for the Protection of Fishing in the Venezia Euganea) also contributed indirectly to this diffusion (ALBERTINI, 1970 a) and some specimens were transferred to new localities for other reasons as well : to encourage crosses (!) with the Green Frog (*Rana* synklepton *esculenta*) in order to obtain medium-sized animals which could be easier to sell, to start a breeding farm for commercial purposes, and even to play a joke on inhabitants of some localities (ALBERTINI, 1972).

ACCLIMATIZATION

The spread of the Bullfrog has been hindered by collection by gourmets, large adult exposure to freezing temperatures, mutilation or death during ditch maintenance, toxic defoliants, chlorurate insecticides (DDT, Lindano, Gamexano), phosphoric esters (Carposan, Parathion, etc.), and, finally, by man who was initially fearful of, and later annoyed by, the male's singing exhibitions (ALBERTINI, 1972).

This anuran has not always been successful in surmounting all obstacles in each locality and many local populations survived only briefly ; the stability of some populations that have already lasted for several years remains uncertain. The Bullfrog however has acclimatized (and survived as many as 10 or 20 years in some places) to several zones. Acclimatized populations fluctuate in size through periods as brief as one or two years. It is noteworthy that, up to now, the Bullfrog has not been able to acclimatize in France (DUBOIS, 1983).

Natural environmental variations, such as excessively cold winters (ALBERTINI, 1970 a), choices by farmers to alter the type of planting or periodically drain ponds and ditches, etc., and predators of both larval and adult stages (ALBERTINI, 1970 a) are responsible for these fluctuations. According to BAGNOLI & ALBERTINI (1984), the larval period of acclimatized Bullfrogs is two to three years, exactly that of the species at similar latitudes in the United States.

RELATIONSHIP BETWEEN THE BULLFROG AND LOCAL VERTEBRATES

Fishermen and farmers of the Po Valley accuse the Bullfrog of preying on other *Rana* species and fish (see e.g. ROCCHI, 1970). Stomach content analysis of several specimens revealed that frogs, snakes of the genus *Natrix*, chicks of the Moorhen [*Gallinula chloropus* (L., 1758)], and ducklings (ALBERTINI, 1983 ; BENNATI, MAZZI & SPORTELLI, 1975) are eaten by Italian Bullfrogs. In Italy, North America (see HAYS & WARNER, 1985 ; CLARKSON & VOS, 1986) or Puerto Rico (PEREZ, 1951), the Bullfrog may be an opportunistic feeder that preys widely on vertebrates and whose diet reflects habitat rather than food preference.

The disappearance of *Rana aurora* Baird & Girard, 1852, from the San Joaquin Valley (California), and the progressive reduction in range of *Rana boylii* Baird, 1854, has been brought about by "habitat alteration coupled with predation and competition from *Rana catesbeiana*" (Moyle, 1973). *Rana catesbeiana* may have negative effects on the vertebrate fauna of Italy – particularly populations of native frogs – in some localities, while it may have little or no effect in other localities. In the Tuscan lowlands between Florence and Prato where *Francesco Pacini* has been gathering frogs professionally for more than 50 years, *Rana catesbeiana* – despite its relative abundance – has not appreciably affected local amphibian populations (oral communications). Also in the Maccarese zone (Rome), where the Bullfrog is uncommon, Green Frogs do not seem to have been affected (Bagnoli, 1985). The situation may be analogous to what Steward & Sandison (1972) observed in the Adirondack Mountains of New York where there is only moderate trophic competition between *Rana septentrionalis* Baird, 1854, *Rana clamitans* Latreille, 1801 and *Rana catesbeiana*.

It is too soon, however, to estimate the extent of damage suffered by native vertebrates, because no quantitative data are available. There are as yet no data on density or "crowding" inhibition ; Boyd (1975), e.g., demonstrated that the water conditioned by a high density of Bullfrog tadpoles inhibits the reproduction of the fish *Poecilia reticulata* Peters, 1859. Fish prey on *Rana catesbeiana* eggs and, along with snakes (*Natrix*) and water birds, on the tadpoles. The most active bird predator is the Black-crowned Night Heron [*Nycticorax nycticorax* (L., 1758)]. In the Modena lowlands, Norway Rats [*Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769)] kill adult Bullfrog in their winter lairs and drag the carcasses back to their burrows near waterways (Albertini, 1983).

Résumé

La Grenouille taureau, *Rana catesbeiana* Shaw, 1802, originaire de l'Amérique septentrionale à l'est des Montagnes Rocheuses, a été importée il y a quelque 50 ans en Italie. Elle est désormais acclimatée dans plusieurs localités de la Toscane, du Latium et de la Vallée du Pô, sur une étendue d'environ 650 km^2. Une liste des localités ou l'espèce a été signalée jusqu'à présent est donnée, suivie de quelques renseignements sur les modalités de diffusion de l'espèce et sur ses rapports avec la faune locale des Vertébrés.

Riassunto

La rana toro, *Rana catesbeiana* Shaw, 1802, originaria dell'America settentrionale a est delle Montagne Rocciose, fu importata circa 50 anni fa in Italia, ove è ormai stabilmente acclimatata in un area di circa 650 km^2 in varie località della Toscana, del Lazio e della Pianura Padana. A un elenco delle località sinora segnalate, seguono brevi notizie sulle modalità di diffusione delle specie e su i suoi rapporti con la fauna locale dei Vertebrati.

LITERATURE CITED

ANONYMOUS, 1955. – Vigasio. Una rana eccezionale. *Il Gazzettino* (edizione di Verona), 5.V.1955 : 5.

----- 1956. – Piccole storie di "Serpenti di mare" nel Po. Credevano fosse un mostro : era soltanto un grosso tronco d'albero. Un altro essere chimerico si aggirerebbe nei boschi del fiume spaventando donne e barcaioli. Ma anche qui la realtà minaccia di essere deludente. *Gazzetta di Mantova*, 12.VII.1956 : 5.

----- 1957. – Un singolare fenomeno in uno stagno di Santa Maria Codifiume. *Il Resto del Carlino*, Bologna, 19.V.1957 : 4.

----- 1961. – Pescato a Crespino il "mostro mugghiante"? *Il Gazzettino* (edizione di Rovigo), 18.VI.1961 : 4.

----- 1962 a. – Rovigo : rana toro o leopardo? *Il Gazzettino* (edizione di Rovigo), 18.V.1962 : 5.

----- 1962 b. – Allevamento di rane giganti a Gorino Mare. *Il Gazzettino* (edizione di Rovigo), 8.VI.1962 : 5.

----- 1965 a. – A Castelbaldo. Il terribile muggito di un mostro nascosto. *Il Gazzettino* (edizione di Verona), 12.VII.1965 : 4.

----- 1965 b. – A Castelnovo Bariano. Rana da mezzo chilo pescata nel Tartaro. *Il Gazzettino* (edizione di Rovigo), 15.VII. 1965 : 4.

----- 1966 a. – Si cerca un "mostro" in una palude a Sesto. *Corriere della Sera*, Milano, 24.V.1966 : 9.

----- 1966 b. – Un mistero che non è più tale. È solamente una "rana toro" il "mostro" di Sesto San Giovanni. *Il Secolo XIX*, Genova, 27.V.1966 : 6.

----- 1966 c. – Il "mostro" tra leoni ed elefanti. La rana toro di Sesto portata allo zoo di Milano. *Corriere della Sera*, Milano, 28.V.1966 : 9.

----- 1966 d. – Milano : entra allo zoo la "rana-toro". *Il Secolo XIX*, Genova, 28.V.1966 : 6.

----- 1966 e. – Sesto San Giovanni. Ecco il mostro : era una rana. *La Domenica del Corriere*, Milano, 5.VI.1966 : 12.

----- 1966 f. – La rana che muggisce. *Oggi Illustrato*, Milano, 9.VI.1966 : 76.

----- 1967 a. – Cà Venier. Una rana toro di sei etti e mezzo. *Il Gazzettino* (edizione di Rovigo), 25.V.1967 : 4.

----- 1967 b. – Misteriosi muggiti nella notte. Si cerca una rana toro a Villanova Marchesana. Appostamenti in riva al canale Crespino. *Il Gazzettino* (edizione di Rovigo), 31.V.1967 : 4.

----- 1967 c. – Paurosi muggiti nella notte. Correzzo : "rane-bue" in concerto notturno. *L'Arena*, Verona, 6.VI.1967 : 11.

----- 1967 d. – Villanova Marchesana. Catturata una rana-toro nello scolo di Crespino. *Il Gazzettino* (edizione di Rovigo), 11.VI.1967 : 5.

----- 1968 a. – La "rana toro" e gli "iperoli africani". *Famiglia Cristiana*, Alba (Cuneo), 17.III.1968 : 67.

----- 1968 b. – Badia Polesine. Ma che pezzo di rana! *Il Gazzettino* (edizione di Rovigo), 7.VIII.1968 : 6.

----- 1969. – Bologna. La rana toro. *Il Resto del Carlino*, Bologna, 10.IV.1969 : 7.

----- 1974 a. – Nelle acque dell'Adigetto. Catturata una rana "toro". *Il Gazzettino* (edizione di Rovigo), 8.V.1974 : 4.

----- 1974 b. – Presa una rana "toro". *Il Gazzettino* (edizione di Rovigo), 29.XI 1974 : 5.

----- 1975. – Ieri nel lago Inferiore. Catturate cinque "rane-toro". *Gazzetta di Mantova*, 25.V.1975 : 6.

----- 1977. – Pescate nel lago Inferiore. Quattordici rane bue nelle "mani" del carpentiere. *Gazzetta di Mantova*, 17.VII.1977 : 6.

ALBERTINI, G., 1970 a. – Sulla diffusione della rana toro (*Rana catesbeiana* Shaw) importata nel Mantovano. *Atti Mem. Accad. Agric. Sci. Lett. Verona*, **145** : 67-106.

----- 1970 b. – Indagine sulla diffusione della rana toro (*Rana catesbeiana* Shaw) nella Pianura Padana orientale. *Mem. Mus. civ. St. nat. Verona*, **18** : 1-10.

----- 1971. – Stazioni di rana-toro nel basso Veronese. *Vita Veronese*, **24** (1-2) : 31-36.

----- 1972. – La rana-toro nella bassa pianura tra il Mincio e l'Adriatico. *Civiltà Mantovana*, **6** (31-32) : 117-128.

----- 1983. – La *Rana catesbeiana* Shaw nella bassa pianura reggiano-modenese. *Atti Mem. Accad. Agric. Sci. Lett. Verona*, **158** (1981-1982) : 123-154.

ALBERTINI, G. & LOMBARDI, M., 1977. – Metamorfosi ritardata e gigantismo in una larva di *Rana esculenta* L. raccolta presso Chiaravalle (Ancona). *St. trent. Sci. nat.*, **54** : 179-196.

ARNOLD, E.N. & BURTON, J.A., 1978. – *A field guide to the reptiles and amphibians of Britain and Europe*. London, Collins : 1-272.

----- 1979. – *Pareys Reptilien- und Amphibienführer Europas*. Hamburg & Berlin, Paul Parey : 1-270.

----- 1985. – *Guida dei Rettili e degli Anfibi d'Europa*. Padova, Franco Muzzio & C : 1-244.

BAGNOLI, C., 1985. – *Anfibi e Rettili della provincia di Roma*. Roma, Provincia di Roma (Assessorato Sanità e Ambiente) & W.W.F. Lazio : 1-82.

BAGNOLI, C. & ALBERTINI, G., 1984. – Sulla durata della vita larvale nelle popolazioni di *Rana catesbeiana* Shaw acclimatate in Italia. *Studi trent. Sci. nat. (Acta biologica)*, **61** : 283-300.

BALLASINA, D., 1984 a. – *Europese Amfibieen in een oogopslag*. Moussault (Holland), De Nederlandsche Boekhandel : 1-132.

----- 1984 b. – *Amphibians of Europe. A colour field guide*. Newton Abbot (London), David & Charles : 1-132.

----- 1984 c. – *Anfibi d'Europa*. Ivrea (Italy), Priuli & Verlucca : 1-139.

BATINI, G., 1981. – *La fauna in Toscana. Storie e ritratti degli animali dei boschi, dei campi, delle paludi e dei fiumi*. Firenze, Editoriale Qui/Bonechi Editore : 1-191.

BENNATI, R., MAZZI, F. & SPORTELLI, L., 1975. – Le attuali conoscenze sull'erpetofauna bresciana. *Natura Bresciana (Ann. Mus. civ. St. nat. Brescia)*, **12** : 129-152.

BOYD, S.H., 1975. – Inhibition of fish reproduction by *Rana catesbeiana* larvae. *Physiol. Zool.* **48** (3) : 225-234.

BRUNO, S., 1969. – Anfibi (pp. 131-162). *In* : *Enciclopedia Italiana delle Scienze Naturali, Gli Animali Vertebrati*, vol. 1, Novara, Istituto Geografico De Agostini : 1-352.

----- 1978. – Anfibi d'Italia : Salientia. III. Specie introdotte. *Natura*, Milano, **69** (3-4) : 125-132.

BUZZATI, D., 1966. – Pietà per il "Mostro". *Corriere della Sera*, Milano, 27.V.1966 : 9.

CAPOCACCIA, L., 1957. – Gli Anfibi come animali da acquario-terrario. *Zoo (Boll. Giard. zool. Milano, Torino, Varallo)*, **3** (3-4) : 126-138.

CLARKSON, R.W. & VOS, J.C. (de) Jr., 1986. – The Bullfrog, *Rana catesbeiana* Shaw, in the lower Colorado River, Arizona-California. *J. Herpetol.*, **20** (1) : 42-49.

CORRADINI, T., 1961. – Visita notturna a Crespino. Dalla grande fossa golenale sale un impressionante muggito. *Il Gazzettino* (edizione di Rovigo), 14.VI.1961 : 4.

DE FRANCESCHI, P., 1983. – Anfibi e Rettili (pp. 62-63). *In* : *Le zone umide della pianura veronese*, Verona, Museo Civico di Storia Naturale di Verona - Amministrazione Provinciale di Verona : 1-134.

DIESENER, G. & REICHHOLF, J. (with the collaboration of DIESENER, R.), 1986. – *Lurche und Kriechtiere*. München, Mosaik Verlag : 1-287.

DUBOIS, A., 1983. – A propos de cuisses de grenouilles. *Alytes*, **2** (3) : 69-111.

ENGELMANN, W.-E., FRITZSCHE, J., GÜNTHER, R. & OBST F.J., 1985. – *Lurche und Kriechtiere Europas*. Radebeul (Leipzig), Neumann Verlag : 1-420.

FITTER, R.S.R., 1959. – *The Ark, in our midst*. London, Collins : 1-320.

FRAZER, J.F.D., 1964. – Introduced species of amphibians and reptiles in mainland Britain. *Brit. J. Herpetol.*, **3** (6) : 145-150.

FREDDI, B., 1972. – Catturata con la rete a Motteggiana. Una rana-toro anche nel Po. *Gazzetta di Mantova*, 26.VII.1972 : 7.[1]

GHIGI, A., 1950. – *La vita degli animali*. Vol. 3. Torino, UTET : 1-971.

HAYS, M P. & WARNER, J , 1985. – *Rana catesbeiana*. Food. *Herp. Review*, **16** (4) · 109.

HOLMAN, J.A., 1959. – Amphibians and reptiles from the Pleistocene (Illinoian) of Williston, Florida. *Copeia*, **1959** (2) : 96-102.

----- 1977. – America's northernmost Pleistocene herpetofauna (Java, north-central south Dakota). *Copeia*, **1977** (1) : 191-193.

HONEGGER, R., 1969. – Bedrohte Amphibien und Reptilien. *Der zool. Garten*, **36** (3-6) : 173-185.

1. The frog quoted in this newspaper article weighed 1650 g (not 1350) and was collected by the fisherman Geretti (not Zeretti) in the Senga Canal near Ponte Ventuno (Curtatone) and not at Motteggiana.

IWASAWA, H. & TAKASAWA, T., 1974. – Sex differentiation of the gonad in the Bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Japanese J. Herpetol.*, **5** (4) : 77-84.

LANZA, B., 1962 a. – La rana toro, nuovo ospite della fauna italiana. *Giardino zoologico*, Roma, **4** (5) : 23.

----- 1962 b. – On the introduction of *Rana ridibunda* Pallas and *Rana catesbeiana* Shaw in Italy. *Copeia*, **1962** (3) : 642-643.

----- 1968. – Anfibi (pp. 105-134). *In* : TORTONESE, E. & LANZA, B., *Piccola fauna italiana* ; *Pesci, Anfibi e Rettili*. Milano, A. Martello : 1-185.

----- 1982. – *Rana* (p. 562). *In* : LANZA, B., (ed.), *Dizionario del Regno Animale*. Milano, Mondadori : 1-705.

----- 1983. – *Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane. 27. Anfibi, Rettili (Amphibia, Reptilia)*. Roma, Consiglio Nazionale delle Ricerche : 1-196.

LEGA ITALIANA PROTEZIONE UCCELLI, DELEGAZIONE DI FIRENZE, 1983. – Il Padule Osmannoro e gli stagni della piana fiorentina. Osservazioni naturalistiche. Proposta per l'istituzione di un' oasi di protezione. *Uccelli-Pro Avibus*, Parma, suppl. **1** : 1-31.

LUCISANO, B., 1966 a. – Davanti a una folla di tremila persone. Inutile battuta per stanare il "Mostro della Palude" di Sesto. *Corriere della Sera*, Milano, 26.V.1966 : 9.

----- 1966 b. – Già al sicuro sotto una campana di vetro. E' una rana-toro di mezzo metro l'animale misterioso di Sesto. *Corriere della Sera*, Milano, 27.V.1966 : 9.

LYNCH, J.D., 1965. – The pleistocene amphibians of Pit II, Arredondo, Florida. *Copeia*, **1965** (1) : 72-77.

MONTANARI, V., 1956. – S. Giorgio Mantovano. Perché le innocue rane-toro vanno rapidamente scomparendo. *Gazzetta di Mantova*, 19.VII.1956 : 6.

----- 1957. – Le rane-toro stanno scomparendo dalle risaie della sinistra Mincio. *Gazzetta di Mantova*, 30.X.1957 : 5.

MOYLE, P.B., 1973. – Effects of introduced Bullfrogs, *Rana catesbeiana*, on the native frogs of the San Joaquin Valley, California. *Copeia*, **1973** (1) : 18-22.

NOVAK, E., 1981. – *Die Lurche und Kriechtiere der Lander der europäischen Gemeinschaft*. Greven, Kilda Verlag : 1-117.

PEREZ, M.E., 1951. – The food of *Rana catesbeiana*, Show [sic!] in Puerto Rico. *Herpetologica*, **7** (3) : 102-104.

PEZZATO, F., 1965. – Castelbaldo. I misteri della provincia veneta. Aspettando il mostro. *Il Gazzettino* (edizione di Rovigo), 22.VII.1965 : 3.

RABACCHI, R., 1984. – *Guida agli Uccelli e alla natura della provincia di Modena*. Vignola, Lega Italiana Protezione Uccelli, Delegazione della Provincia di Modena & Provincia di Modena : 1-173.

ROCCHI, B., 1970. – Allarme da Castel d'Ario. La presenza della "rana-toro" minaccia il patrimonio ittico. *Gazzetta di Mantova*, 23.IV.1970 : 8.

RUPERTI, P., 1968. – Da due appassionati "ranari" di Dosso del Corso. Catturate due "rane toro" nel canale "Acque alte". *Gazzetta di Mantova*, 23.VIII.1968 : 5.

STEWART, M.M. & SANDISON, P., 1972. – Comparative food habits of sympatric Mink Frogs, Bullfrogs, and Green Frogs. *J. Herpetol.*, **6** (3-4) : 241-244.

TEZZA, G., 1971. – La paura della rana-toro. *Il Nuovo Adige*, Verona, 31.V.1971 : 3.

TIHEN, J.A., 1954. – A Kansas pleistocene herpetofauna. *Copeia*, **1954** (3) : 217-221.

VANNI, F., 1957. – S. Maria Codifiume. Migliaia di persone attorno al macero dal quale escono i misteriosi muggiti. *Il Resto del Carlino*, Bologna, 20.V.1957 : 2.

VANNI, S. & LANZA, B., 1978. – Note di erpetologia della Toscana : *Salamandrina*, *Rana catesbeiana*, *Rana temporaria*, *Phyllodactylus*, *Coluber*, *Natrix natrix*, *Vipera*. *Natura*, Milano, **69** (1-2) : 42-58.

----- 1982. – Note di erpetologia italiana : *Salamandra*, *Triturus*, *Rana*, *Phyllodactylus*, *Podarcis*, *Coronella*, *Vipera*. *Natura*, Milano, **73** (1-2) : 3-22.

Alytes, 1987, **6** (3-4): 130.

Tarifs *Alytes* 1988

	Lieu de résidence			
	France		Etranger	
	Fascicule	Volume	Fascicule	Volume
Volume 7 (1988):				
Membres S.B.F.: cotisation + abonnement	—	170 F	—	180 F
Individus non-membres: abonnement	50 F	100 F	55 F	130 F
Institutions: abonnement	100 F	200 F	110 F	260 F
Anciens volumes (port inclus):				
Individus:				
Volume 1 (1982)	17 F	55 F	20 F	65 F
Volume 2 (1983)	27 F	90 F	30 F	100 F
Volume 3 (1984)	42 F	135 F	45 F	145 F
Volume 4 (1985)	42 F	135 F	45 F	145 F
Volume 5 (1986)	50 F	160 F	55 F	180 F
Volume 6 (1987)	50 F	160 F	55 F	180 F
*Volumes 1 à 6	—	650 F	—	730 F
Institutions:				
Volume 1 (1982)	34 F	90 F	40 F	100 F
Volume 2 (1983)	54 F	170 F	60 F	180 F
Volume 3 (1984)	84 F	240 F	90 F	250 F
Volume 4 (1985)	84 F	240 F	90 F	250 F
Volume 5 (1986)	100 F	300 F	110 F	320 F
Volume 6 (1987)	100 F	300 F	110 F	320 F
*Volumes 1 à 6	—	1200 F	—	1300 F

Supplément pour expédition d'*Alytes* par avion (membres et non-membres, individus et institutions):
50 F par volume (abonnement volume 7 ou achat ancien volume).

Modalités de règlement:

France:

Par chèque postal ou bancaire à l'ordre de "Société Batrachologique de France", adressé à notre siège social (Société Batrachologique de France, Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 25 rue Cuvier, 75005 Paris), ou par virement postal direct sur notre C.C P ("Société Batrachologique de France", C.C.P. 7976 90 K, Paris).

Europe:

Exclusivement par virement postal ou mandat postal, libellé en Francs Français et adressé à notre Compte Chèques Postal: "Société Batrachologique de France", C.C.P. 7976 90 K, Paris.

Outside Europe:

– Payment in French Francs: by checks payable to "Société Batrachologique de France", sent with your order to our General Secretary (Dr. Alain Dubois, Société Batrachologique de France, Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 25 rue Cuvier, 75005 Paris, France).

– Payment in U.S. Dollars: please write to our General Secretary (address above) for information

Essai de caractérisation du Triton alpestre hellénique *Triturus alpestris veluchiensis*. I. Historique et présentation de nouvelles données

Michel Breuil* & Georges-Henri Parent**

*Laboratoire des Reptiles et Amphibiens,
Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France
**Rue des Blindés, 37, 6700 Arlon, Belgique

Eight localities with *Triturus alpestris* were found in Greece, instead of the two classical ones quoted in the literature. The northernmost one is situated on the Smolikas Mountain, the southernmost one on the Kyllini Mountain in the north-eastern part of the Peloponnese. The peculiarities of these populations are described and a table sums up the morphological measurements.

1. Les données de la littérature

La première mention du Triton alpestre en Grèce fut celle de Boettger (1888 : 144). Elle concernait deux exemplaires capturés au mont Parnasse par E. von Oertzen au début mai 1882, vers 2000 m d'altitude. Ces exemplaires furent déposés aux Musées de Berlin et de Vienne. La brève description de Boettger mérite d'être reproduite: "Labialloben kräftig entwickelt. Typisch in Form und Färbung, aber die schwarzen Ringe um Finger und Zehen auf den Innenflächen von Hand und Fuss weniger deutlich als gewöhnlich. Am Unterkieferrand ein Halbkreis kleiner schwarzer Rundflecke." Cette station sera la seule à être colportée par divers auteurs (par exemple: Boettger & Pechuel-Loesche, 1892; Bedriaga, 1897 : 597; Dürigen, 1897; Schreiber, 1912) et restera la seule connue pendant environ 40 ans.

La seconde station sera celle du mont Veluchi (= Veloukhi, Tymphrestos, Tymphreste), découverte par Cyren (1928).

Ce seront donc ces deux stations que l'on trouvera dans la littérature (par exemple: Werner, 1938; Ondrias, 1968; Thorn, 1969 : 239 et carte 11).

Il a cependant dû y avoir des récoltes antérieures à 1882. En effet, Bedriaga (1881 : 287) ne signale pas *Triturus alpestris* en Grèce, mais mentionne la présence au Musée d'Athènes, d'après des informations transmises par le Dr Krüper, du Triton ponctué provenant du Parnasse et du mont Veluchi. Il s'agissait fort vraisemblablement d'une erreur de détermination. Plus tard (Bedriaga, 1897 : 597), il mentionne le "nord de la Grèce"[1], mal-

1 Le "nord de la Grèce" pourrait désigner la Grèce continentale et en particulier la chaîne du Pinde, par opposition au sud, le Péloponnèse

heureusement sans précisions. Il signale aussi une pièce de collection au Musée de Vienne provenant du Parnasse. Il s'agissait également d'un des échantillons récoltés par VON OERTZEN.

C'est en examinant les récoltes de CYREN que WOLTERSTORFF (1934) fut convaincu qu'il s'agissait bien d'une nouvelle sous-espèce. Il la baptisa d'abord *Triturus alpestris graeca*, mais R. MERTENS lui ayant fait remarquer que l'épithète *graecus* avait déjà été utilisée pour désigner une sous-espèce du *Triturus vulgaris*, il adopta le nom de *Triturus alpestris veluchiensis* (WOLTERSTORFF, 1935 a, 1935 b, 1936, 1939).

Les critères utilisés pour séparer taxonomiquement cette population sont une taille plus faible, une gorge et un flanc pouvant être légèrement tachetés, une coloration dorsale des femelles verdâtre et une bande latérale bleue aussi marquée chez les femelles que chez les mâles.

WERNER (1938) rejettera la réalité de cette séparation; il affirme n'avoir pu discriminer les *T. a. alpestris* d'Autriche des *T. alpestris* provenant du Parnasse et de ceux collectés au mont Veluchi. La sous-espèce *veluchiensis* ne fera pas l'unanimité: elle est admise par DELY (1959, 1960), FREYTAG (1935), MERTENS & MÜLLER (1940), MERTENS & WERMUTH (1960), ONDRIAS (1968), STEWARD (1969) mais elle est rejetée par WERNER (1938), BURESCH & ZONKOV (1941-1942) et considérée comme douteuse par THORN (1969) qui n'en publie pas de diagnose, par ERNST (1952) et par ROČEK (1974).

La place et l'originalité de ces populations de Grèce ne pourront être définies avec précision que lorsque l'on connaîtra la répartition précise du Triton alpestre dans les Balkans et en Grèce en particulier.

L'objet de cet article est de présenter les nouvelles localités de récolte du Triton alpestre (fig. 1) que les deux auteurs ont découvertes, entre 1980 et 1984. Dans une seconde note (BREUIL & PARENT, 1988) les résultats seront intégrés dans un contexte biogéographique plus général.

2. DESCRIPTION DES STATIONS CONNUES EN GRÈCE ET CARACTÉRISATION DES POPULATIONS

2.1. MASSIF DU SMOLIKAS

2.1.1. Description du site

Le Smolikas (Epire, Nomos de Ioanina), dont le sommet atteint 2637 m d'altitude, est la montagne le plus élevée de Grèce après l'Olympe de Thessalie. Il s'agit d'un vaste massif de serpentine, réputé pour sa flore qui comporte un certain nombre d'endémiques, dont certaines n'ont été décrites que très récemment. C'est dans ce massif que se trouve la station la plus septentrionale et la plus élevée actuellement connue du Triton alpestre de Grèce.

A l'ouest du sommet principal, tout près du col qui sépare les deux versants nord et sud de la montagne, vers 2200 m d'altitude, se trouve un lac glaciaire nommé Dracolimni, le lac du Dragon, de forme quasi rectangulaire (environ 200 × 50 m). Une photo du site figure dans l'ouvrage de SFIKAS (1980 : 49). Ce lac abrite une population de Triton alpestre fort caractéristique.

En bordure du lac, l'eau est peu profonde sur environ un mètre de largeur du côté ouest, mais jusqu'à 6 m de largeur du côté sud-est et le fond y est vaseux. Au-delà, celui-ci s'enfonce très rapidement pour atteindre une profondeur d'environ quatre mètres au centre. Ce lac est dépourvu de végétation mis à part quelques rares *Carex paniculata* du côté ouest. *Nardus stricta* domine dans la pelouse qui entoure le lac.

Ce lac et les pseudo-dolines qui existent ici, sur serpentine, notamment sur le replat situé à 2450 m d'altitude sur le versant sud du sommet principal, mériteraient de retenir l'attention des géomorphologistes. Il s'agit évidemmment d'une forme exceptionnelle pour des massifs de serpentine.

Dans le Pinde septentrional, BRUNN (1956) retrouve les traces d'une première glaciation vers 1200 m d'altitude. L'existence d'une seconde glaciation est attestée par des traces laissées sur les versants nord et sud des montagnes où l'on observe au-dessus des moraines de nombreux petits lacs dont certains se sont vidés. Autour du sommet du Smolikas, des petites moraines frontales résultent d'un dernier stade de retrait. Elles sont situées vers 1800-1900 m.

C'est en raison du bon état de conservation des traces de la seconde glaciation que BRUNN (1956), en accord avec CVIJIĆ (1917), rattache le dernier stade glaciaire au Würm.

Dans une mare de grande dimension (40 × 20 m), située à environ 1,5 km au nord-est du Dracolimni et à la même altitude, nous avons trouvé une autre population de Triton alpestre qui cohabite avec *Bombina variegata*. Cette mare a environ 40 cm de profondeur.

2.1.2. Description des Tritons

Morphologiquement, on peut reconnaître deux types de Tritons au Dracolimni. L'un, très faiblement représenté, consiste en individus semblables à ceux que nous avons étudiés sur les monts Timfi (voir § 2.2); l'autre, prépondérant, présente un faciès que nous n'avons rencontré nulle part ailleurs. Ce dernier se caractérise aussi bien chez les mâles que chez les femelles, pédogénétiques ou métamorphosés, par une taille plus grande, une allure beaucoup plus trapue et une coloration plus terne et plus sombre que celle des animaux des monts Timfi. Dans cet article, nous appellerons Tritons pédogénétiques des individus sexuellement matures mais ayant conservé tout ou partie de leur phénotype larvaire. Le terme de néoténie sera employé dans une acception plus large pour désigner tout retard de métamorphose avec ou sans acquisition de la maturité sexuelle. Ces définitions sont en accord avec la terminologie proposée par DUBOIS (1987). Nous donnons ci-dessous la description des "patterns" de cette nouvelle population. Les dimensions sont indiquées dans le Tableau I.

Le caractère le plus marqué des individus pédogénétiques est l'élargissement de la tête vers l'arrière, nettement en saillie par rapport au reste du corps. Ce caractère se trouve chez d'autres populations pédogénétiques (voir RADOVANOVIĆ, 1951, 1961; POZZI, 1966 : 13, fig. 2; BREUIL & THUOT, 1983).

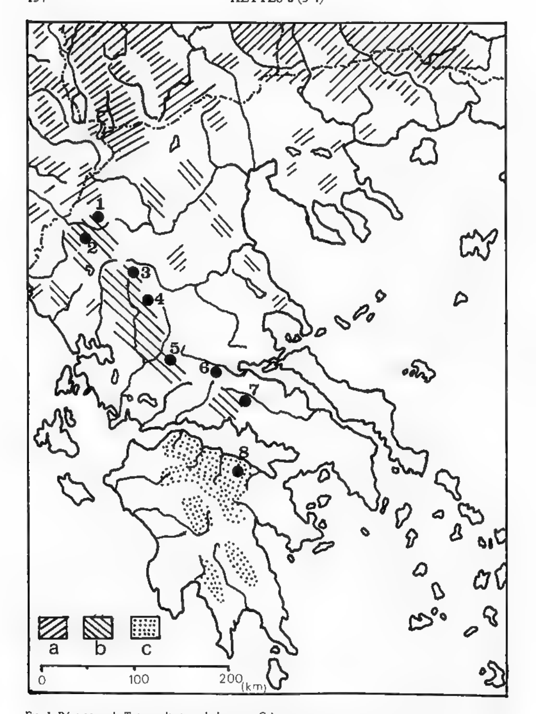


Fig. 1. Répartition de *Triturus alpestris veluchiensis* en Grèce

Le fond de carte est tracé d'après la carte de végétation dressée par HORVAT, GLAVAC & ELLENBERG (1974), légérement modifié. Les noms des localités et leurs altitudes sont donnés dans le Tableau I. a: zone à sapins et hêtres; b: zone intermédiaire entre la zone à sapins et hêtres et la zone à *Abies cephalonica*, c: zone à *Abies cephalonica*.

Tableau I. – Moyenne de la longueur totale et son écart-type, taille de l'échantillon (en dessous) du Triton alpestre hellénique dans les différentes stations connues en Grèce. Les stations sont ordonnées du nord au sud. Les chiffres entre parenthèses renvoient aux numéros de la fig. 1. Les mensurations sont faites sur des animaux vivants sauf pour les sites du Catavothre et du Kyllini. Les données de la littérature (WOLTERSTORFF, 1935 a et WERNER, 1938) sont présentées à titre de comparaison.

	Métamorphosés						Pédogénétiques					
	Mâles			Femelles			Mâles			Femelles		
	Moyenne	Écart-type	n	Moyenne	Écart-type	n	Moyenne	Écart-type	n	Moyenne	Écart-type	n
Massif du Smolikas, Dracolimni, 2200 m (1)	82,25	3,40	4	91,76	5,80	18	82,23	2,51	22	87,90	3,68	51
Massif du Smolikas, Micrilimni, 2200 m (1)	74,46	2,79	13	89,55	4,50	38	70,67	10,41	3			
Massif du Timfi, Dracolimni, 2050 m (2)	72,26	2,61	31	81,29	4,96	24	70,92	3,16	24	77,70	4,78	27
Massif du Timfi, Xerolimni, 1750 m (2)	78,03	3,31	35	88,56	6,46	34	79,11	3,70	7	88,43	4,50	13
Mont Zygos, 1780 m (3)	76,44	6,09	9	87,33	4,87	9						
Mont Kerketio, forêt de Pertouli(os), 1280 m (4)	80,33	2,42	5	96,57	4,76	25						
Mont Veluchi (= Tymphrestos), Doline, 1870 m (5)	78,50	5,63	8	92,88	5,37	16						
Mont Veluchi, données de WOLTERSTORFF, 1935 a (5)	77,55	8,73	4	90,67	6,11	3						
Massif de l'Oeta, Plateau de Livadies, 1700 m (6)	73,44	4,38	78	89,27	6,87	62						
Massif de l'Oeta, Catavothre, 1500 m (6)				91,60	3,51	5						
Mont Parnasse, données de WERNER, 1938, 2000 m (?) (7)	70-75		5	85-90		3						
Massif du Kyllini (Zyria), Livadi, 1600 m (8)				87,33	1,53	3						

2.1.2.1. Femelles pédogénétiques

Le ventre est orangé, saumon, crème ou blanc, sans ponctuations, avec une gorge plus claire. Cette coloration n'a pas de valeur taxonomique puisqu'elle reflète l'état d'avancement de la métamorphose (Breuil & Thuot, 1983). La coloration dorsale est kaki clair; elle porte un treillis de brun à noirâtre. La tête est de la même couleur. La bande latérale est peu fréquente et, quand elle existe, elle est bleue à gris bleu. Sur celle-ci s'étendent les points de la coloration dorso-latérale qui peuvent aussi s'étendre sous la gorge. Ces points peuvent être aussi marqués que chez les mâles.

Certains individus peuvent être entièrement grisâtres et d'autres peuvent ne présenter aucun dessin. Enfin, certaines femelles peuvent exhiber des taches de mélanisation dorsales pouvant atteindre jusqu'à 4 cm^2.

La tête est très pointue, l'ouverture buccale est petite, les branchies sont rouge vif et les crêtes dorsales sont parfois mouchetées. Les yeux, circulaires, sont très proéminents.

2.1.2.2. Mâles pédogénétiques

Le ventre est toujours bien orangé, la coloration dorsale est grisâtre à verdâtre ou kaki. La queue présente des petites taches bleues sur les côtés. Il existe une bande latérale supérieure blanchâtre à jaunâtre avec des taches noires plus ou moins circulaires, soulignée par une bande inférieure de couleur bleu foncé.

On note une petite ouverture buccale, des branchies rouge vif, des crêtes dorsales basses ainsi que de très grands yeux. Dans l'ensemble la coloration des mâles est plus homogène que celle des femelles.

2.1.2.3. Femelles métamorphosées

Le ventre est orangé, la couleur étant aussi vive que chez les mâles. La coloration dorsale est kaki ou vert mat marbré de noir, avec cependant moins de dessins que chez les individus pédogénétiques. On observe une bande latérale blanchâtre à jaunâtre avec une à trois rangées de taches noires pouvant déborder sur la coloration ventrale.

La partie inférieure de la queue présente un prolongement de taches noires de la bande latérale; ces taches se rencontrent également sur les joues. Les yeux chez certaines femelles sont très enfoncés dans le crâne, alors que d'autres femelles sont exophtalmes.

2.1.2.4. Mâles métamorphosés

Le ventre est toujours bien orangé, la coloration dorsale est très foncée, de brunâtre à terre de Sienne brûlée, avec de fines mouchetures. La queue est de la même couleur mais présente des taches noires et des reflets bleutés. Des mâles aussi verts que certaines femelles ont aussi été observés ici.

Il existe deux bandes latérales, la supérieure comparable à celle des mâles pédogénétiques, tandis que l'inférieure est bleu argenté sans taches. Les taches de la ligne supérieure peuvent être très contrastées par rapport au fond et certaines peuvent s'étendre en avant sur le pourtour de la gorge.

La partie inférieure de l'œil disparaît dans le crâne. Il y a réduction du diamètre de l'œil. La tête est très nettement séparée du tronc et l'allure générale très trappue évoque par certains aspects *T. a. reiseri*.

Dans le site de Micrilimni, la petite mare, on observe également ces deux morphes. Certaines femelles sont d'appartenance douteuse: ce sont généralement celles de petite taille, de moins de 85 mm. Nous en avons noté 6 exemplaires sur 44.

Les mâles du type de ceux observés à Dracolimni n'ont pas été découverts, mais il y a trois cas douteux. On n'y observe que des individus de petite taille, de 70 à 79 mm, à coloration dorsale bleu ciel, comme c'est le cas dans les monts Timfi.

2.1.3. Remarques sur la biologie des populations du Smolikas

La population du Dracolimni a une localisation très particulière en fonction des différentes heures de la journée. Quand le soleil brille, il est impossible d'observer, jusqu'en fin d'après-midi, des Tritons en zone littorale. Tout au plus, distingue-t-on, depuis la berge, quelques individus sporadiques se trouvant entre un et deux mètres de profondeur. Avec un masque de plongée, on constate que les Tritons se trouvent au fond du lac au cours de la journée. Vers 18 heures (en juillet), les Tritons apparaissent dans la zone littorale du lac; on peut également en observer entre deux eaux ou flottant à la surface. Vers 19 heures, ils sont très abondants sur la rupture de pente du côté ouest, et ce n'est que bien plus tard qu'ils apparaissent sur le côté sud-ouest. Après le coucher du soleil (21 h 30), ils deviennent très nombreux sur tout le périmètre du lac et ils peuvent se cacher dans les anfractuosités de la berge. Ils demeurent dans cette zone littorale toute la nuit et ils peuvent rester sur place si le temps est couvert. Ces observations ponctuelles (3 nuits) nous ont été confirmées par des bergers et viennent conforter l'opinion de BREUIL & THUOT (1983) que ce comportement caractériserait bon nombre de populations pédogénétiques.

Un échantillonnage de la population a donné les résultats suivants. Sur 69 femelles mesurées, 51 sont pédogénétiques (soit 74%); chez les mâles, on observe le même pourcentage: 22/30 (soit 73%). A noter que parmi les mâles métamorphosés, il existe deux morphes parfaitement distinctes (voir § 2.1.2.4), représentées en nombre égal.

Les plus petits Tritons pédogénétiques mesurés atteignent 77 mm pour les mâles et 80 mm pour les femelles. Les larves immatures n'ont pu être découvertes en zone littorale à aucun moment du jour comme de la nuit. Elles se trouvent donc cantonnées à la zone profonde du lac, où elles achèvent leur croissance et leur maturation sexuelle. Il existe un manque d'individus de petite taille aussi bien chez les mâles que chez les femelles. Ils doivent sans doute rester au fond de l'eau en compagnie des larves.

Les individus métamorphosés montrent la même répartition spatio-temporelle que les pédogénétiques. Nos propres observations ne nous ont pas permis de repérer les juvéniles, que l'on dit demeurer à terre. De même, nous n'avons pas observé de Tritons adultes en dehors des deux points d'eau, ni sous les pierres, ni dans la petite mare qui se trouve au sud-ouest du lac et adjacente à lui. Cependant, par temps de pluie, on peut observer de nombreux Tritons en ballade (SFIKAS, in litt. M.B., 1982). Nous ignorons malheureusement si ce sont des juvéniles ou des adultes en phase terrestre.

Nous n'avons pas pu trouver au Dracolimni des œufs et des larves de l'année. En revanche, la mare de Micrilimni abrite plusieurs milliers de larves de 20 à 25 mm. On pourrait dès lors envisager que la saison de reproduction n'a pas eu lieu au Dracolimni en raison des conditions écologiques moins favorables dans ce lac. Il nous paraît cependant plus probable qu'au Dracolimni, la saison de reproduction se déroulait au moment de nos observations: tous les individus possédaient des caractères sexuels secondaires bien marqués. La grosseur des femelles attestait qu'elles n'avaient pas encore déposé tous leurs œufs.

Dans la mare de Micrilimni, le phénomène de la néoténie est négligeable si on le compare à ce qui est observé au Dracolimni. Seuls trois jeunes mâles pédogénétiques de 59, 74 et 79 mmm furent découverts sur une population de 51 individus.

La sex-ratio est déséquilibrée en faveur des femelles aussi bien chez les pédogénétiques (0,43) que chez les métamorphosés (0,44) au Dracolimni. Elles est de 0,30 au Micrilimni.

Nous ignorons si les croisements se font au hasard entre les différentes morphes ou s'il existe une certaine homogamie.

En l'absence de suppport végétal, les femelles peuvent directement pondre dans la vase du sol. Le fait a été constaté de visu dans la station n° 6 (voir § 2.6).

Le régime alimentaire des Tritons du Dracolimni est principalement composé de Mollusques bivalves (*Sphaerium*) capturés par aspiration de la vase du fond, ce qui s'explique par un habitat essentiellement benthique et des mœurs fouisseuses. Des élytres de Gyrins (*Gyrinus*) et des pattes de Criquets dans les déjections de certains Tritons témoignent de leur opportunisme alimentaire. Au cours de nos observations, nous avons été frappés par la rareté du plancton qui ne semble être représenté que par des Copépodes calanoïdes. Au Micrilimni, la composante principale du régime alimentaire des Tritons comporte des Limnées (*Limnea sp.*) et des Corises (*Corixa sp.*). On observe occasionnellement des restes d'insectes tombés à l'eau, principalement des Orthoptères.

Signalons enfin que les Tritons du Micrilimni peuvent se cacher dans la vase peu consolidée et que la coloration dorsale des femelles les rend homochromes avec le substrat.

Natrix tessellata est abondante dans tout le massif où on peut la découvrir en train de chasser les Tritons aussi bien au Dracolimni qu'au Micrilimni. *Natrix natrix*, plus rare, a été observée au bord du Dracolimni.

2.2. Massif du Gamila ou Timfi

2.2.1. Description de la station

Juste au sud du 40ᵉ parallèle, à une quinzaine de kilomètres à vol d'oiseau au sud-ouest du Smolikas, se situent les monts Timfi ou Gamila (ce dernier mot signifie chameau en grec), ainsi que l'Astraka. Ce dernier massif constitue un glaciokarst spectaculaire (Waltham, 1978; Waltham & Cau, 1980).

Le Dracolimni du Timfi n'est pas sans rappeler celui du Smolikas; cependant il en diffère par de nombreux éléments. Comme pour le lac du Smolikas, il s'agit d'un lac oligotrophe dont la zone littorale est peu profonde mais qui s'enfonce brusquement vers le centre. Sa profondeur serait de 20 mètres. Le fond est formé de vase claire peu épaisse parsemée de

nombreux blocs de rocher. La végétation est peu abondante, mais néanmoins bien développée. Ce lac se vide par un torrent, qui était asséché au moment de nos diverses observations, mais dont deux trous étaient encore en eau. Les eaux rejoignent ainsi le torrent inférieur qui draîne toutes les eaux du marais de Xerolimni.

Il existe une population abondante de Tritons alpestres dans ce relief. Ceux-ci sont cantonnés dans deux types de milieux. Le moins élevé, appelé Xerolimni (ce qui signifie les lacs asséchés) vers 1750 mètres d'altitude, est une vaste zone marécageuse comportant essentiellement deux grandes mares, l'une des deux étant complétement asséchée à chacune de nos visites. Le second site se trouve à 2050 mètres d'altitude et est appelé Dracolimni.

SFIKAS (1980 : 65 et 67) a publié des photos de ces deux sites. Une description complète de ce site ainsi qu'une étude écologique sera donnée par BREUIL & THUOT (en préparation). Les dimensions des Tritons sont reprises dans le Tableau I.

Nous pensons que le toponyme "lac du dragon" (Dracolimni) serait à mettre en rapport avec la présence de Tritons alpestres pédogénétiques! On peut faire un parallèle avec le Triton alpestre du Monténégro *T. a. montenegrinus* Radovanović, 1951, synonyme de *T. a. alpestris* selon BREUIL & GUILLAUME (1985), qui habite le lac Bukumir en Yougoslavie. Le "Bukumir" serait dans les légendes du Monténégro un monstre à deux têtes, ainsi l'appellation du lac serait peut-être à rechercher dans l'allure exceptionnellement trapue de *T. a. montenegrinus*.

On observe dans le marais de Xerolimni la zonation végétale suivante (d'après des observations faites début août 1981) de l'extérieur vers le centre:

(1) une ceinture à *Blysmus compressus*[2], *Juncus fontanesii* subsp. *pyramidatus*, *Rorippa pyrenaica*, *Trifolium fragiferum*, qui correspond à la zone de transition entre le sec et l'humide;

(2) une ceinture à *Eleocharis (Scirpus) palustris* comportant, surtout vers l'extérieur, des colonies d'*Hippuris vulgaris*, formant faciès au nord-est du marais, de *Veronica beccabunga*, qui forme faciès dans le diverticule supérieur méridional, *Deschampsia cespitosa*;

(3) une ceinture discontinue de *Sparganium* cf. *angustifollium*, toujours stérile;

(4) une zone à *Carex rostrata*, toujours monospécifique;

(5) une zone centrale à *Carex acuta*, également monospécifique.

En bordure du ruisseau et beaucoup plus localement en bordure du marais, on note *Alopecurus aequalis*.

Dans les zones d'eau libre et le plus souvent courante, on trouve en abondance *Ranunculus (Batrachium) trichophyllus* et, ailleurs, *Potamogeton acutifolius*.

Ce site fut étudié par QUÉZEL (1967) qui ne signalait pas les zones 3, 4 et 5, ce qui donne à penser que le marais connaît d'une année à l'autre d'importantes fluctuations du plan d'eau et que, lors de certaines années au moins, il peut être dépourvu temporairement de nappe d'eau libre.

On se réfèrera au schéma 4 de son travail (QUÉZEL, 1967 : 225), qui résume fort bien la végétation du massif du Gamila, la coupe dessinée passant précisément par la dépression de Dracolimni et par le marais de Xerolimni.

---

2. La nomenclature botanique adoptée est celle de *Flora Europaea* (TUTTIN et al., 1964-1980).

Lors d'une de nos visites, le premier août, nous avons pu observer le cantonnement des trois Amphibiens présents ici.

Triturus alpestris est abondant dans les ruisseaux qui alimentent le marais et surtout dans l'eau faiblement courante du ruisseau situé au sud-ouest du marais.

Bombina variegata est moins exigeant et s'observe dans quatre situations différentes:
- associé au Triton alpestre;
- en bordure du marais en divers endroits, dans les zones 2 et 3 décrites plus haut, ainsi que dans les zones d'eau libre à *Ranunculus trichophyllus*;
- dans les mares d'eau stagnante à échauffement rapide situées le long du ruisseau alimentant le marais au sud-ouest de celui-ci;
- dans le ruisseau servant d'exutoire au marais au nord-est de celui-ci.

En règle générale, *Triturus alpestris* est plutôt ici associé à *Ranunculus trichophyllus*, tandis que *Bombina variegata* l'est surtout à *Alopecurus aequalis* et *Eleocharis palustris.*

Bufo viridis s'observe principalement dans le premier point d'eau, qui est asséché dès la mi-juillet. Les imagos sont nombreux et blottis dans les craquelures de la vase du fond. Les adultes se rencontrent un peu partout.

2.2.2. *Description des Tritons*

Dans la description qui suit des Tritons du mont Timfi-Gamila, nous avons considéré séparément les populations du Xerolimni et celle du Dracolimni. Elle est basée essentiellement sur des observaitons faites en juillet 1980 (Tableau I).

2.2.2.1. Xerolimni, Tritons métamorphosés

2.2.2.1.1. Mâles

La coloration dorsale est bleue, quelquefois bleu acier. La crête dorsale est élevée, jusqu'à 2,5 mm, et sa couleur est blanchâtre à jaunâtre avec des taches noires lunulaires. La queue a la même coloration que le dos mais elle est généralement plus claire. Elle est ponctuée par quelques petits points noirs isolés. Les côtés de la queue, dans sa partie ventrale, sont soulignés par des dessins blancs. Les côtés du cou sont blanc argenté et ponctués. La bande latérale supérieure est blanche avec des taches noires de taille variable; l'inférieure est bleu argenté. Il n'y a pas de différences entre les dessins dorsaux et latéraux; quelques taches dorso-latérales peuvent même déborder sur la coloration ventrale qui est orangée ou rouge sans ponctuations.

Un individu atteint d'albinisme partiel a été observé; il était dépourvu de xanthine.

2.2.2.1.2. Femelles

La coloration dorsale est plus variée que chez les mâles; elle est généralement beige, et quelquefois soulignée de lignes de couleur marron. Ces dessins brunâtres se trouvent parfois sur un fond verdâtre. La queue est haute et de la même couleur que le dos.

La bande latérale bleue est également absente et, à sa place, se rencontrent des taches irrégulières, qui débordent parfois sur la coloration orange du ventre. La gorge est le plus souvent immaculée.

2.2.2.2. Xerolimni, Tritons pédogénétiques

2.2.2.2.1. Mâles

Leurs dessins sont différents de ceux trouvés chez les individus métamorphosés. Ici, sur un fond bleuâtre apparaissent des réticulations brunâtres, qui rappellent plus les "patterns" larvaires que ceux des individus métamorphosés. La coloration ventrale est orangée.

2.2.2.2.2. Femelles

Mis à part la présence des branchies rouges, les femelles pédogénétiques ont la même coloration que les individus métamorphosés. Certaines femelles présentent une coloration ventrale saumon.

2.2.2.3. Tritons métamorphosés de Dracolimni

Les Tritons métamorphosés sont fort semblables à ceux qui furent observés au Xerolimni, les différences notées étant liées au faible développement de la robe nuptiale. Les Tritons du Dracolimni sont cependant plus petits (Tableau I).

Ces observations furent faites du 8 au 11 juillet 1980; une nouvelle visite du 19 au 21 juillet 1982 a permis de confirmer que les différences morphologiques entre les Tritons du Xerolimni et du Dracolimni correspondent à des différences physiologiques, en rapport avec la maturité des animaux.

Les individus pédogénétiques sont par contre différents de ceux observés au Xerolimni. La coloration dorsale est ici très variée: elle va du doré au gris jaune et beige avec des petits points s'étendant sur les flancs et la queue.

Chez les mâles, on note une teinte bleuâtre. La coloration ventrale est crème, quelquefois orangé clair, mais rarement comme chez les individus métamorphosés. Les Tritons pédogénétiques du Dracolimni ressemblent somme toute à de grosses larves du Xerolimni.

2.2.3. Remarques sur la biologie des populations du Timfi

A l'inverse de ce qui fut constaté au Dracolimni du Smolikas, on peut observer ici des Tritons pédogénétiques à n'importe quel moment de la journée. Les Tritons métamorphosés sont nombreux en zone littorale alors que les Tritons pédogénétiques y sont peu fréquents. Avec la fin de la journée, on peut observer, d'une part avec un masque de plongée, des Tritons pédogénétiques arriver du fond du lac, d'autre part d'autres Tritons pédogénétiques sortir de sous les pierres de la zone littorale où ils étaient cachés durant la journée. Ainsi, il existe au Dracolimni deux groupements de Tritons pédogénétiques, l'un littoral et l'autre fréquentant la zone centrale comme cela a également été observé chez *Triturus alpestris montenegrinus* (BREUIL & THUOT, 1983).

Un échantillonnage de la population a donné les résultats suivants. Sur 51 femelles mesurées, 27 sont pédogénétiques (soit 53%), tandis que chez les mâles ce pourcentage est beaucoup plus faible: 24/55, soit 44%.

On notera également la présence de Tritons alpestres métamorphosés non matures dans la zone littorale (26 individus). Les recherches sous les pierres bordant le lac ont permis de découvrir les cadavres desséchés d'une douzaine de Tritons.

Les plus petits Tritons pédogénétiques mesurés atteignent 69 mm pour les mâles et 76 mm pour les femelles. Les plus petits mâles métamorphosés mesurent 69 mm alors que les plus petites femelles matures ne dépassent pas 71 mm. Les tailles des juvéniles sont comprises entre 50 et 70 mm (m = 58,81; σ = 4,35; n = 26).

L'hétérogénéité des points d'eau du Xerolimni rend difficile toute tentative de schématisation de la biologie de cette population. En effet, les Tritons se rencontrent aussi bien dans les eaux relativement chaudes (jusqu'à 28°C) que dans les eaux très fraîches des résurgences karstiques (4°C).

Les Tritons pédogénétiques s'observent sporadiquement dans le marais, alors qu'ils sont plus abondants dans les eaux froides et se rencontrent en compagnie de larves ayant déjà hiberné.

Lors de nos observations de 1980, nous n'avons découvert que très peu d'œufs et de jeunes larves dans les algues vertes du marais, là où la température et la nourriture sont les plus favorables, alors qu'au Dracolimni, aucun signe de reproduction ne put être décelé.

Il est également à noter qu'en juillet 1980, on pouvait mettre en évidence de nombreux déplacements de jeunes adultes métamorphosés entre les différents petits points d'eau temporaires.

2.3. Mont Zygos

Le mont Zygos est situé à la limite de l'Epire et de la Thessalie. Sur le versant nord du mont Zygos, vers 1780 m d'altitude, nous avons retrouvé la mare qui était signalée par Quézel (1968 : 207). Il ne l'a pas décrite, mais il s'y est référé pour localiser les pozzines dont il a étudié la végétation.

C'est une mare plus ou moins rectangulaire, d'environ 75 m de long pour 15 de large et dont la profondeur n'excède pas 70 cm. Elle est alimentée par une source se trouvant sur le versant nord. La végétation, composée de Laiches et de Scirpes, envahit les quatre cinquièmes de la surface de la mare. Cette mare se trouve sur un replat entouré au nord et au sud par des reliefs peu élevés. Un vent violent d'ouest balaye souvent ce site. C'est le seul point d'eau que nous avons découvert dans tout le massif.

Cinq espèces d'Amphibiens ont été notées dans cette mare: *Triturus alpestris*, *Triturus karelinii*, *Rana graeca*, *Bombina variegata* et *Bufo viridis*. C'est la seule localité des montagnes de Grèce où nous avons rencontré une autre espèce de Triton cohabitant avec le Triton alpestre.

Bien que visitée mi-juillet, les Tritons alpestres de cette station présentaient un décalage important dans leur période de reproduction par rapport aux populations voisines. Très peu de Tritons ont pu être observés malgré la facilité de leur capture (mâles: m = 76,44; σ = 6,09; n = 9; femelles: m = 87,33; σ = 4,87; n = 9) (Tableau I).

Les adultes trouvés à l'eau possèdent une peau rugueuse, qui témoigne d'un état tran-

sitoire de leur cycle biologique (sortie du milieu aquatique?). Il est dès lors difficile de les comparer avec les autres populations, compte tenu de la différence de leur état physiologique.

2.4. MONT KERKÉTIO

Au nord du village d'Elati (ou Tyrna, nom ancien) s'étend la célèbre forêt de Pertoulios (ou Pertouli) dont l'axe central, sur la route d'Elati à Neraidokhori, se trouve entre environ 1100 et 1350 m d'altitude. Cette forêt, réputée pour la gestion rationnelle dont elle est l'objet, occupe une vaste surface qui couvre vers l'est les contreforts d'une montagne appelée Kerkétio (nom officiel des cartes) ou Koziakas (nom ordinaire) et que les bergers désignent encore sous le nom de Ziatako, dont le sommet se trouve à 1901 m d'altitude, et, vers l'ouest, les pentes du mont Avgho.

Cette forêt est avant tout une sapinière (*Abies cephalonica*) où l'épiphytisme et l'abondance des fougères démontrent l'existence d'une forte humidité atmosphérique. On y observe une forte condensation matinale sous forme de rosée. De nombreux ruisseaux la traversent, renforçant encore la fraîcheur du massif, que certains ont parfois comparé à une forêt alpine.

La partie orientale de cette forêt protégée par les escarpements du mont Koziakas, reste à l'ombre en été jusqu'à 11 heures du matin. C'est dans cette zone précisément, à 1280 m d'altitude que se situe la localité la plus basse du Triton alpestre hellénique.

Cette station diffère de toutes les autres, car le Triton alpestre a été observé ici en eau courante, alors que partout ailleurs on le trouve dans des lacs ou dans des mares de toutes tailles, ou encore dans des écoulements comportant des eaux stagnantes. Au moment des observations, vers la mi-juillet, le torrent où fut découvert le Triton alpestre se résolvait en une série de petites "mares" de taille variable contenant d'autres Amphibiens: *Bombina variegata, Bufo bufo, Rana ridibunda, Rana graeca* et *Salamandra salamandra*.

Les ruisseaux de cette partie de la fôret ont leurs sources assez haut sur le versant, pratiquement au pied des escarpements supérieurs du Kozakias. Il s'agit en fait de résurgences extrêmement froides. Les pertes elles-mêmes se trouvent dans le karst sommital, l'un des plus extraordinaires de toute la Grèce avec ses profondes dolines où nous devions découvrir des plantes médio-européennes, dont certaines étaient nouvelles pour la Grèce.

Cette description montre que l'on se trouve ici dans une zone au micro-climat exceptionnel et que la présence, vers 1300 m d'altitude, d'une espèce observée partout ailleurs à plus de 1600 m d'altitude, n'a rien de surprenant ni d'anormal.

L'allure générale des Tritons alpestres de cette localité rappelle celle de la localité précédente. Cependant les Tritons d'Elati semblent plus grands (mâles: $m = 80{,}33$; $\sigma = 2{,}42$; $n = 5$; femelles: $n = 96{,}57$; $\sigma = 4{,}76$; $n = 25$) (Tableau I).

Des exemplaires récoltés par A. DUBOIS durant l'été 1982 dans la même localité et conservés au Muséum de Paris sous les numéros MNHN 1988.355, 1988.378-380, 1988.383-389 ont donné les mensurations suivantes: mâle – 83; femelles $m = 94{,}56$; $\sigma = 3{,}81$; $n = 9$. D'autres individus, capturés dans les mêmes conditions à 5 kilomètres de là et conservés sous les numéros MNHN 1988.338-354, 1988.356-377, 1988.381-382, donnent des mensu-

rations comparables: mâles, m = 80,00; σ = 2,97; n = 13; femelles, m = 95,44; σ = 4,81; n = 29.

La coloration des mâles est bleu clair, sans dessins, et elle ne présente pas de particularités. Celle des femelles est brune, généralement sans dessins.

2.5. Massif du Veluchi ou Tymphrestos

2.5.1. Description de la localité

Le mont Veluchi constitue la localité type de *Triturus alpestris veluchiensis.*

Nous n'avons trouvé qu'un seul point d'eau dans tout le massif qui abrite des Tritons alpestres. Il s'agit d'une doline parfaitement circulaire, située à 1870 m d'altitude, d'environ 25 m de diamètre et d'une profondeur atteignant 32 m aux dires des bergers.

Ce genre de gouffre correspond vraisemblablement à un aven dont le fond a été colmaté par l'argile de dissolution du calcaire.

L'exploration en est difficile car on n'a déjà plus pied à faible distance du bord! L'eau est froide (13°C à un mètre de profondeur en juillet!) et cette mare n'est alimentée que par les précipitations et l'eau de fonte des neiges.

Nous avons affaire à un lac de doline correspondant vraisemblablement à une doline en puits. Fénelon (1968 : 29) a proposé de désigner toutes les dolines contenant un lac du nom de "cenote", d'après les célèbres avens inondés du Yucatan. Des formes morphologiques comparables sont connues du karst yougoslave, des environs de Cuenca en Espagne (les célèbres Torcas mais qui sont beaucoup plus grandes) et même de France, par exemple dans le département des Ardennes, aux environs de Signy-l'Abbaye, sur marnes oxfordiennes, où elles sont connues sous les noms de "fosse", "guées", "puits Charlemagne" (Parent, 1968).

Quant à l'origine de cette doline inondée, nous pensons qu'il s'agit d'un trou à neige, terme de géomorphologie désignant un aven atteignant parfois jusqu'à 100 mètres de profondeur et où la neige subsiste en été. Ces cavités se forment par creusement assez rapide de la roche calcaire par l'eau de fonte des neiges très riche en CO_2 (Fénelon, 1968 : 59). Nous avons rencontré de tels trous à neige assez fréquemment dans les montagnes grecques parcourues et les plus remarquables se trouvaient au mont Parnasse vers 2000 m, au Xerovuni de l'île d'Eubée, où se trouvent les exemples les plus profonds et les plus spectaculaires, au mont Phalacron (c'est le "chionotrypa"), au mont Pangeion en Macédoine orientale, au mont Kozakias dont il a été question au § 2.4. Tous ces trous à neige comportaient une flore à affinité septentrionale et forestière particulièrement intéressante.

La doline inondée du mont Tymphreste se trouve à moins d'un kilomètre de la station de sport d'hiver, construite en 1981 en direction et au pied du mont Anemos (1998 m), donc dans la partie exclusivement calcaire du massif. Comme c'est le seul endroit où le Triton alpestre semble exister dans tout le massif, c'est uniquement l'altitude ponctuelle de la doline qui devrait être citée, au lieu de donner une amplitude altimétrique qui est parfois considérable (Dely, 1959; Steward, 1969; Thorn, 1969).

Il n'existe presque aucune végétation aquatique. Le site sert d'abreuvoir aux nom-

breux troupeaux de moutons qui pâturent dans cette montagne. Les bergers y conduisent leurs troupeaux, surtout le matin et le soir. Nous estimons qu'environ un millier de bêtes viennent y boire quotidiennement. Comme il s'agit d'un droit acquis, qui remonte vraisemblablement à l'antiquité, la protection de ce site, pourtant indispensable, pourra s'avérer difficile.

Le piétinement des berges par les animaux rend l'eau trouble de manière permanente. Les photos montrent une nappe d'eau entièrement brune. Dans ces conditions, les Tritons sont difficiles à capturer, car ils n'apparaissent en surface qu'une fraction de seconde et les berges sont particulièrement abruptes.

2.5.2. Description des Tritons et remarques sur leur écologie

Une pêche aveugle au troubleau a permis de récolter l'échantillon suivant: mâles, m = 78,50; σ = 5,63; n = 8; femelles, m = 92,88; σ = 5,37; n = 16 (Tableau I).

Les Tritons de ce site ne présentent pas de particularités notables par rapport à ceux des Timfi. Ils ne semblent pas présenter tous les caractères que WOLTERSTORFF (1934, 1935a, 1935b, 1936, 1939) avait considérés pour séparer *Triturus alpestris veluchiensis* de *T. a. alpestris*! La taille n'est pas si faible que cela. Si les mâles observés sont dans les limites des tailles mesurées par WOLTERSTORFF (72 à 86 mm), les femelles sont par contre nettement plus grandes (83 à 105 mm) alors que 95 mm avait été considéré comme une longueur maximale.

La coloration de ces Tritons est très voisine et pratiquement identique à celle des individus du mont Timfi. La présence d'une bande latérale bleue chez les femelles n'a été notée que sur un seul des 16 individus examinés alors qu'elle avait été jugée par WOLTERSTORFF comme un important critère de différenciation.

La localisation des animaux est assez variable. Lors d'une première visite effectuée par temps couvert, les Tritons ne furent observés que dans la zone périphérique de la mare. Ils se trouvaient tous entre 2 et 5 mètres du bord et uniquement en deux endroits de la mare. Par contre, lors d'une seconde visite, les animaux étaient dispersés sur tout le poutour de la mare, mais on notait aussi les deux mêmes zones de concentration qui correspondaient à la présence d'une végétation clairsemée. Nous présumons, comme c'était la période de reproduction, que les femelles y cherchaient sans doute un support pour la ponte.

2.6. MASSIF DE L'OETA

2.6.1. Description de la station

Le massif de l'Oeta (ou Iti) se situe à environ 45 km au sud-est du mont Veluchi et à la même distance au nord-ouest du mont Parnasse.

Nous avons trouvé le Triton alpestre dans deux sites différents. Le premier est situé sur le vaste plateau auquel on accède en venant de Pavliani, village situé au sud du massif. Un ruisseau endoréique y court avec des trous d'eau stagnante assez profonds (1 m). Des zones très humides entourent ces trous d'eau, repérables de loin par leur végétation qui

comprend surtout *Sanguisorba officinalis, Juncus inflexus, Scirpus palustris, Juncus thomasii, Phleum pratense* subsp. *bertolinii, Carex ovalis*, etc. REGEL (1943) ne semble pas avoir eu l'attention attirée par cette végétation, bien qu'il ait spécialement étudiée la flore de ce massif.

C'est dans ces trous d'eau qu'on trouve une première colonie, assez abondante, de Tritons alpestres.

Le ruisseau, bien qu'interrompu, du moins en été, conduit à une entrée de grotte facilement repérable de loin. Ce site (1500 m d'altitude) est appelé "Catavothra" par les bergers, mais ce nom désigne en fait toute la montagne calcaire qui se trouve derrière cette grotte et autrefois il désignait tout le massif de l'Oeta[3].

Quelques mètres avant la balme de l'entrée de la grotte, l'eau se perd dans le sol. Dans les trous d'eau profonds l'eau est extrèmement froide et un nombre important de Tritons alpestres fut observé ici.

A l'entrée de la grotte, mais déjà dans la zone totalement obscure, se trouve une nappe d'eau, où nous avons aperçu deux Tritons alpestres. C'est le seul endroit de Grèce où nous avons pu jusqu'ici constater de visu leur présence en un site souterrain.

En Yougoslavie, la présence du Triton alpestre en site souterrain n'est pas exceptionnelle. Il peut s'aventurer dans les fissures karstiques mais aussi être entraîné dans les dolines par les pluies torrentielles qui ne sont pas rares en été. De ce fait, les Tritons peuvent être entraînés sur des distances considérables dans le réseau souterrain, pour ressortir bien plus loin. C'est ce qui explique d'ailleurs la grande homogénéité génétique des populations pédogénétiques (BREUIL & GUILLAUME, 1985).

Le second site est situé à l'autre extrémité du plateau, non loin du refuge du club alpin hellénique à l'entrée immédiate du plateau quant on vient de Loutra Ipatis et à proximité immédiate de la piste quand on vient de Neochorion. On trouve ici, vers 1700 m d'altitude deux petites mares d'environ 25 × 10 m et de moins d'un mètre de profondeur. La plus septentrionale était asséchée lors de nos visites et totalement envahie par des Scirpes et des Laiches. La seconde, plus grande, était encore en eau et n'était recouverte par les Scirpes que sur les trois-quarts de sa surface.

La zonation de cette mare se présentait comme suit:

(1) au centre, une nappe d'eau libre envahie localement par *Eleocharis (Scirpus) palustris*;

(2) une frange inondée comportant *Carex ovalis, C. pallescens, C. paniculata, C. diandra* (nouveau pour la Grèce!), *Juncus thomasii, J. effusus, J. inflexus, Agrostis stolonifera, Nardus stricta, Trifolium physodes, Potentilla* cf. *recta, Allium carinatum* subsp. *pulchellum, A. phthioticum, Rumex crispus*, etc.;

---

3 Un catavothre (Katavothre) est un entonnoir, un puits naturel dans le calcaire. C'est l'équivalent du "ponor" yougoslave, terme plus souvent utilisé en géomorphologie. Il s'agit donc d'une perte par où peuvent s'écouler les eaux d'un lac. Si le catavothre s'obstrue, une inondation peut se produire et tout un polje peut se trouver être inondé. Il peut se déboucher brusquement faisant disparaître tout un lac de la carte Il ne reste actuellement plus trace de l'immense lac de Pheneos, qui a eu jusqu'à 100 m de profondeur; il était situé dans le nord-est du Péloponnèse, au pied du mont Kyllini. Le lac Stymphale s'écoule par un seul catavothre. On lira RECLUS (1976: 74-76, 85-89) pour se convaincre de l'importance exceptionnelle des catavothres dans l'évolution historique récente de certains paysages de Grèce.

(3) un talus herbeux dominé par *Deschampsia cespitosa* subsp. *cespitosa* avec *Carduus tmoleus, Galium verum, Luzula multiflora* subsp. *congesta, Alchemilla sp.*;

(4) une pelouse à *Armeria canescens, Hieracium hoppeanum, Centaurea sp.*.

Non loin de là, juste à l'entrée du plateau de Livadies, des Tritons alpestres allaient être trouvés dans le ruisseau. C'est une situation assez exceptionnelle, comme nous l'avons déjà dit plus haut (cf. § 2.4.) et la prospection d'un très long tronçon du ravin de la rivière Valomera, qui devient plus bas le Gorgopotamos, n'a pas permis de découvrir le moindre Triton.

Dans les trois sites qui viennent d'être décrits, le Triton alpestre était associé à *Rana graeca* et à *Bombina variegata*.

2.6.2. Description des Tritons du plateau de Livadies

Chez les mâles, la coloration du dos est bleu acier, plus ou moins foncée, sans dessins. On peut noter parfois quelques petits points noirs. La bande latérale inférieure est bleu foncé et elle est relativement étroite. La bande latérale supérieure est composée de deux à trois rangées de petites taches se détachant sur un fond blanchâtre.

Chez les femelles, la coloration dorsale est brun clair, parfois olivâtre. Il y a rarement des lignes. On note des petits points noirs surtout dans la région caudale. Il n'existe qu'une bande latérale blanchâtre mouchetée d'une rangée de petites taches circulaires. Chez certaines femelles, ces taches se répartissent sur deux rangs. Aucune des femelles ne possédait de bande latérale bleue.

Nous avons été frappés par la différence de pigmentation qui existe entre les deux populations du plateau. Celle de la grotte "Catavothre" avait le ventre orangé et le dimorphisme sexuel nous paraissait assez net, tandis que celle des mares du plateau de Livadies avait le ventre blanchâtre et présentait des différences sexuelles peu marquées. Les Tritons du ruisseau situé près du refuge étaient semblables à ceux des mares. Cette différence entre les deux populations touche essentiellement le développement des caractères sexuels secondaires et reflète deux états physiologiques distincts, vraisemblablement imputables à la nature peu comparable des deux biotopes (ne fût-ce que pour la température de l'eau).

2.6.3. Remarques sur la biologie des populations de l'Oeta

La population du plateau de Livadies se caractérise par des individus de petite taille (Tableau I). Les mâles adultes ont une taille comprise entre 64 et 84 mm, les femelles entre 86 et 106 mm. Dans la deuxième semaine de juillet, on n'observe à l'eau que des individus matures. Les juvéniles sont à terre et, une fois de plus, il a été impossible de les découvrir.

Les mâles acquièrent leur maturité sexuelle pour une petite taille. Parmi les mâles de notre échantillon, 46 sur 78 (soit 59%) avaient une taille inférieure ou égale à 73 mm, tandis que chez les femelles, 45 sur 62 (soit 72%) avaient une taille inférieure à 89 mm. Ceci peut s'interpréter soit comme reflétant une maturité sexuelle précoce, les mâles pouvant être matures dès leur deuxième hibernation, soit comme résultat d'une croissance particulièrement

lente, soit encore comme le résultat de ces deux facteurs conjugués.

Début juillet, nous avons observé dans le ruisseau des larves dont la taille était comprise entre 30 et 60 mm (m = 43,16; σ = 6,69; n = 27). Celles-ci proviennent d'œufs pondus l'année précédente. Au moment de notre séjour, l'activité sexuelle des mâles était fort importante et de nombreuses parades ont pu être filmées. De plus, les femelles commençaient à pondre soit dans les feuilles du Trèfle d'eau (*Menyanthes trifoliata*), soit dans les interstices des pierres du fond, ou, ce qui est plus surprenant, en agglutinant tout simplement de la vase autour de leurs œufs!

Dans la mare, la répartition est assez remarquable. Dans les zones littorales envahies par les Scirpes, les femelles sont majoritaires (55 ♀♀ pour 21 ♂♂), alors que dans la zone d'eau libre, mais encore en bordure de la végétation, les mâles sont prédominants (52 ♂♂ pour 21 ♀♀). La seule interprétation que nous puissions proposer pour rendre compte de cette répartition est que les femelles recherchent des zones de végétation pour la ponte, bien qu'un support végétal ne soit pas indispensable, comme nous l'avons signalé plus haut.

2.7. Massif du mont Parnasse

Malgré plusieurs visites au mont Parnasse, aucun des deux auteurs n'a pu y retrouver le Triton alpestre, qui y fut récolté il y a plus d'un siècle.

Schmidt (1982) signale que ses premières recherches du Triton alpestre au mont Parnasse furent vaines, n'ayant pas trouvé de points d'eau. Il dit qu'il a ensuite suivi les conduites qui alimentent les villages en eau et qu'il a enfin trouvé, dans un grand abreuvoir cimenté d'un petit village au pied de la montagne, des larves ressemblant plus à celles de *Triturus vulgaris* mais qui, après métamorphose, se sont révélées être des *Triturus alpestris*!

L'emplacement et l'altitude n'en sont pas précisés, ce qui rend impossible toute proposition de protection du site! De plus, ce site ne correspond vraisemblablement pas à celui où le Triton alpestre a été découvert il y a plus d'un siècle, puisqu'il s'agissait d'une récolte faite vers 2000 m d'altitude.

Afin d'orienter les recherches futures qui seront certainement entreprises par d'autres naturalistes en vue de retrouver le Triton alpestre du mont Parnasse, nous croyons utiles de signaler les secteurs que nous avons prospectés.

(1) Tout le haut du plateau en partant des deux stations de ski en examinant en particulier: dolines, avens, trous à neiges, suintements et sources aménagées en abreuvoirs, impluviums, citernes, ruisseaux endoréiques près de la route venant d'Amphikleia,...

Il n'est pas impossible qu'il ait existé il y a un siècle sur le plateau, vers 2000 m d'altitude, une doline inondée comparable à celle que nous avons vue au mont Veluchi. Ces dolines peuvent parfois se vider brusquement et nous avons vu au moins des formations géomorphologiquement comparables, mais totalement à sec.

(2) Le versant méridional, en particulier les grandes falaises verticales qui dominent Agios Nicolaos et Gourna, de 1500 à 2000 m d'altitude. Nous avons spécialement examiné la zone de résurgence au pied de la falaise où une eau glacée est recueillie dans des citernes qui servent à alimenter en eau la petite ville d'Arakhova. Derrière cette zone se trouvent des

gorges très froides qui s'enfoncent dans la profondeur de la falaise vers 1600 m d'altitude. L'intérêt botanique tout à fait exceptionnel de ce site a été découvert par QUÉZEL (1964).

(3) Le versant nord-oriental: les deux vallons de Kifissio s'enfonçant en gorge dans le massif à l'ouest de Ano Tithorea. La partie terminale des deux ravins supérieurs n'a pu être prospectée, ni en partant du bas ni en partant du haut; il reste ici une zone représentant 800 m de dénivellation pour laquelle nous n'avons jusqu'ici aucune information (entre 1100 et 1900 m d'altitude)[4].

(4) La zone forestière des flancs nord-ouest et est du massif occupé par des pins noirs dans le bas, par des sapins dans le haut, en partant des villages de Polydrossos (au sud), d'Amphikleia (à l'ouest) et d'Eptalofos (à l'est).

(5) Toute la partie occidentale du massif, c'est-à-dire le plateau de Livadi situé au-dessus de la falaise des Phaedriades à Delphes et aux abords de la grotte de Korikio Andro, ainsi que les dolines et les zones de suintements aux environs des lieux-dits Kalyvia et Kaliana dans la forêt d'*Abies* à l'ouest de la route d'Arakhova à Lilea, vers 1200-1500 m d'altitude.

2.8. MASSIF DU KYLLINI

Le massif du Kyllini (ou Kilini; en français, les monts Cyllènes) dont le nom populaire est le Zyria, comporte deux montagnes séparées par une gorge, le Grand et le Petit Kyllini. Ces deux montagnes se trouvent dans le nord-est du Péloponnèse.

La piste qui part de Trikala mène à un vaste plateau, situé vers 1600 m d'altitude, le plateau de Livadhi. Non loin du refuge du Club Alpin Hellénique se trouvent plusieurs suintements presque tous aménagés en abreuvoir pour le bétail (moutons, chèvres et surtout ânes). Près de la source qui fut cimentée en 1958, à côtés des bacs bétonnés et des troncs d'arbres évidés, existe encore une petite mare de quelques mètres carrés, avec une végétation dominée par *Veronica beccabunga* et *Ranunculus (Batrachium) sp.* (cf. *trichophyllus*), avec *Ranunculus marginatus, Juncus fontanesii* et des algues vertes.

C'est dans la vase fluide et assez profonde de ce biotope que se trouvaient cachés, à une profondeur de 20 à 30 cm, des Tritons alpestres (Tableau I).

Le biotope est extraordinairement sec pour des Urodèles. En juillet-août, le sol de ce plateau aride surpâturé est partout craquelé.

Le prélèvement a été très parcimonieux, de crainte de détruire cette population de faible effectif, apparemment très localisée.

Les Tritons sont comparables à ceux observés en Grèce continentale. Nous n'avons pas vu de différences avec ceux du plateau de Livadies sur l'Oeta par exemple. La population était homogène; un seul individu était un peu plus foncé que les autres. Signalons par exemple la présence du pointillé dorsal, les taches bleues des flancs, le pointillé noir sur fond brunâtre, toutes des particularités déjà décrites plus haut. Apparemment, il n'y avait que des femelles au moment de cette découverte un premier août.

---

4. Il n'existe en Grèce que très peu de sites comparables. vallon de Papa Rema et de Xerolaki sur le versant nord de l'Olympe de Thessalie; vallon s'enfonçant dans le grand cirque du Mont Phalacron, haute vallée du Styx dans le massif du Chelmos-Aaroania. Tous ces sites présentent un intérêt botanique exceptionnel.

L'ensemble du massif est calcaire et plusieurs cavités y sont connues. La plus célèbre se trouve près du monastère situé en contrebas du plateau, non loin de la piste de Trikala. Une description botanique du site figure dans Quézel (1964).

Résumé

On connaît actuellement huit stations du Triton alpestre en Grèce au lieu des deux signalées jusqu'à présent dans la littérature. La plus septentrionale se trouve sur le mont Smolikas, la plus méridionale sur le mont Kyllini, dans le nord-est du Péloponnèse. Les particularités de certaines de ces populations sont décrites et un tableau résume les longueurs moyennes des Tritons de ces populations.

Références bibliographiques

Bedriaga, J., von, 1881. – Die Amphibien und Reptilien Griechenlands. *Bull. soc. imp. nat., Moscou*, 56 (2): 242-310; (3): 43-103; (4) 278-344.

----- 1897. – Die Lurchfauna Europa's. II. Urodela. Schwanzlurche. *Bull. Soc. imp. nat., Moscou*, N.S., **10** (2) (1896): 187-322; 363-476; (4): 576-760.

Boettger, O., 1888. – Verzeichnis der von Hrn. E. von Oertzen aus Griechenland und aus Kleinasien mitgebrachten Batrachier und Reptilien. *Sitzungsber. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, Phys. Math.*, **1888**: 139-186.

Boettger, O. & Pechuel-Loesche, E., 1892. – *Die Kriechtiere und Lurche. Brehms Tierleben.* Leipzig & Wien, Bibl. Anst.: i-xix + 1-821, 167 fig., 16 pl., 1 carte.

Breuil, M. & Guillaume, C.-P., 1985. – Etude électrophorétique de quelques populations de Tritons alpestres néoténiques (*Triturus alpestris*) (Amphibia, Caudata, Salamandridae) du sud de la Yougoslavie. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 1984, **109** (4): 377-389.

Breuil, M., & Parent, G.H., 1988. – Essai de caractérisation du Triton alpestre hellénique. II. Relations entre le Triton alpestre hellénique et la sous-espèce nominative. *Alytes*, sous presse.

Breuil, M. & Thuot, M., 1983. – Etho-ecology of neotenic Alpine newt *Triturus alpestris montenegrinus* Radovanović, 1951 in lake Bukumir (Montenegro, Yugoslavy); examination of lake communities features and proposal for an ecological determination for neoteny. *Glas. Republ. Zavoda. Zast. Prirode, Prirodnjackog Museja Titograd*, **16**: 85-96.

Brunn, J.H., 1956. – Contribution à l'étude géologique du Pinde septentrional et d'une partie de la Macédoine occidentale. *Ann. Géol. Pays helléniques*, **7**: i – xviii + 1 – 358, pl. I-XX, 1 carte h.t., 30 fig.

Buresch, I. & Zonkov, J., 1941-1942. – Untersuchungen über die Verbreitung der Reptilien und Amphibien in Bulgarien und auf der Balkanhalbinsel. III. Teil: Schwanzlurche (Amphibia Caudata). *Mitt. Kgl. Naturw. Inst. Sofia*, **14**: 177-237 (1941); **15**: 68-151 (1942).

Cvijić, J., 1917. – L'époque glaciaire dans la Péninsule balkanique. *Ann. Géogr.*, **26**: 189-218, 273-290.

Cyren, O., 1928. – Herpetologisches von einer Reise nach Griechenland. *Blätt. Aquar. Terrarienk., Stuttgart*, **39** (1): 1-7.

Dely, O.G., 1959. – Examen du Triton alpestre (*Triturus alpestris* Laurenti) spécialement en vue des populations de Hongrie et des Carpathes. *Acta Zool. Acad. Sci. Hungar.*, 5 (3/4): 255-315.

----- 1960. – Examen biométrique, éthologique et oecologique du Triton alpestre (*Triturus alpestris* Laurenti) des populations du bassin des Carpathes. *Acta. Zool. Acad. Sci. Hungar.*, **6**: 57-102, 1 fig., 4 photos.

Dubois, A., 1987. – Neoteny and associated terms. *Alytes*, **4**: 122-130.

Dürigen, B., 1897. – *Deutschlands Amphibien und Reptilien. Eine Beschreibung und Schilderung sämtlicher in Deutschland und angrenzenden Gebieten vorkommenden Lurche und Kriechtiere.* Magdeburg, Kreutzsche Verlagsbuchhandlung, 1-649, 12 pl. coul., 47 fig.

ERNST, F., 1952. – Biometrische Untersuchungen an schweizerischen Populationen von *Triton alp. alpestris* (Laur.). *Rev. suisse Zool.*, **59** (23): 399-476, 15 fig.

FÉNELON, P., 1968. – Vocabulaire français des phénomènes karstiques. *In: Phénomènes karstiques*, Paris, Edit. C.N.R.S., Mémoires et Documents, 1967, N.S., **4**: 13-68.

FREYTAG, G., 1935. – Die Unterarten des *Triturus alpestris* Laur. *Blätt. Aquar. Terrarienk. Stuttgart*, **46**: 270-275.

HORVAT, I., GLAVAC, V. & ELLENBERG, H., 1974. – *Vegetation Sud-Europas.* Stuttgart, Geobotanica Selecta; Jena, Gustav Fischer Verlag: i-xxxii + 1-768, 412 fig., 153 tabl., 2 cartes coul.

MERTENS, R. & MÜLLER, L., 1940. – Die Amphibien und Reptilien Europas. Zweite Liste, nach den Stand von 1. 1. 1940. *Abhandl. Senckenb. Naturforsch. Ges.*, **41**: 1-56.

MERTENS, R. & WERMUTH, H., 1960. – *Die Amphibien und Reptilien Europas. Dritte Liste, nach dem Stand von 1. 1. 1960.* Frankfurt am Main, Waldemar Kramer, Senckenb. Buch 38: i-xi + 1-264, 46 fig.

ONDRIAS, J.C., 1968. – Liste des Amphibiens et Reptiles de Grèce. *Biologia Gallo-Hellenica*, **1** (2): 111-135.

PARENT, G.H., 1968. – Phénomènes karstiques intéressants sur la côte bajocienne et dans le nord de la France. *Naturalistes belges*, **49** (10): 565-583.

POZZI, A., 1966. – Geonemia e catalogo ragionato degli Amfibi e dei Rettili della Yugoslavia. *Natura, Milano*, **57** (1): 5-55, 22 fig.

QUÉZEL, P., 1964. – Végétation des hautes montagnes de la Grèce méridionale. *Vegetatio*, **12** (5/6): 289-385, 10 photos, 2 fig., 5 cartes, tabl.

RADOVANOCIĆ, M., 1951. – A new race of the Alpine newt from Yugoslavia. *Brit. J. Herpetol.*, **1** (5): 93-97.

----- 1961. – Neue Fundorte neotenischer Bergmolche in Jugoslavien. *Zool. Anz.*, **166**. 206-218, 8 fig.

RECLUS, E., 1976. – *Nouvelle Géographie Universelle. La Terre et les Hommes.* Vol. 1. *L'Europe méridionale.* Paris, Hachette: i-iv + 1-1012, 73 grav., 4 cartes coul. h.t., 174 cartes texte.

REGEL, C. DE, 1943. – La végétation du mont Oeta en Grèce. *Boissiera*, **7**: 402-413.

ROČEK, Z., 1974. – Biometrical investigations of the Alpine newt, *Triturus alpestris alpestris* (Laurenti, 1768) (Amphibia, Urodela). *Acta Univ. Carol., Biol*, **1972** (5/6): 295-373, 49 fig., 3 pl., 22 tabl.

SCHMIDT, H., 1982. – Bemerkungen zur Herpetaufauna Griechenlands. *Herpetofauna*, **16**: 21-27.

SCHREIBER, E., 1912. – *Herpetologia Europaea, eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien welche bisher in Europa aufgefunden sind.* Jena, Gustav Fiescher: i-x + 1-960, 188 fig.

SFIKAS, G., 1980. – *Les montagnes de Grèce.* Athènes, Efstathiadis Group: 1-208, photos, cartes.

STEWARD, J.W., 1969. – *The Tailed Amphibians of Europe.* Newton Abbot, Devon, David & Charles: 1-180, pl. I-XVII.

THORN, R., 1969. – *Les Salamandres d'Europe, d'Asie, d'Afrique du Nord.* Paris, Lechevalier, Encyclopédie du Naturaliste, **35**: i-iv + 5-376, pl. I-XVI, cartes 1-11.

TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGES, N.A., MOORE, D.M. (vol. 2 & ss.), VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M., WEBB, D.A. & collab., 1964, 1968, 1972, 1976, 1980. – *Flora Europaea.* Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney, Cambridge University Press, 5 vol. in-4°: I: i-xxxiii + 1-464, 5 cartes; II: i-xxiv + 1-455, 5 cartes; III: i-xxxi + 1-370, 5 cartes; IV: i-xxxi + 1-505, 5 cartes; V: i-xxxvi + 1-452, 5 cartes.

WALTHAM, A.C., 1978. – The karsts of the surroundings of Ioannina. *J. Brit. Cave Res. Assoc.*, **5** (1): 1-12.

WALTHAM, A.C. & CAU, A., 1980. – Le karst d'Astraka. *L'Echo des Ténèbres, (Bull. Soc. Spéléol. Plantaurel)*, **5**: 65-70, 1 fig.; **6**: 51-59, 3 fig.

WERNER, F., 1938. – Die Amphibien und Reptilien Griechenlands. *Zoologica, Stuttgart*, (35), **94**: 1-117.

WOLTERSTORFF, W., 1934. – *Triturus alpestris*, nov. form. (?) vom Veluchi Gebirge, Griechenlands. *Blätt. Aquar. Terrarienk., Stuttgart*, **45**: 253.

----- 1935a. – Eine neue Unterart des Bergmolches *Triturus alpestris graeca*, aus Griechenland. *Blätt. Aquar. Terrarienk. Stuttgart*, **46** (4): 127-129.

----- 1935b. – [Rectificatif de l'article précédent.] *Blätt. Aquar Terrarienk., Stuttgart*, **46** (7): 164.

----- 1936. – Weiteres von *Triturus alpestris veluchiensis*. *Blatt. Aquar. Terrarienk., Stuttgart*, **47** (8): 182-184.

----- 1939. – Über zwei interessante Individuen von *Triturus alpestris veluchiensis* Wolt. *Woch. Aquar. Terrarienk., Stuttgart*, **27** : 423.

Alytes, 1987, **6** (3-4): 152.

Errata *Alytes* 6 (1–2)

Page 4. Deuxième paragraphe, première ligne, lire:
"*Microhyla (Diplopelma) okinavensis* Stejneger, 1901; ..."

Page 27. *Contents*, colonne de droite: ajouter les numéros de pages.
Septième ligne avant la fin, lire:
"This paper was judged too long ..."

Page 29. Deuxième paragraphe, troisième ligne, lire:
"(2) they suggested that types of class-group taxa should be orders, and types of order-group taxa should be families."

Page 41. Note 1, deuxième paragraphe, première ligne, lire:
"In fact, if one disagrees ..."

Page 47. Deuxième paragraphe, début, lire:
" (6) *Cyclorhamphus* Agassiz, 1846."



ALYTES

Volume **6**
("1987")

INDEX

Annemarie OHLER & Alain DUBOIS

Contents

Acknowledgements. — We thank Isabelle MARQUES DA SILVA for preparing the manuscript.

Dates of publication of issues

N° 1-2, "Mars-juin 1987" (pages 1-84): 29 December 1987.

N° 3-4, "Septembre-décembre 1987" (pages 85-152): 26 May 1988.

Referees

The editors of *Alytes* thank warmly the following colleagues, who accepted to review the papers submitted for publication in *Alytes* from 1st January to 31 December 1987:

R. Barbault (Paris)
E.-R. Brygoo (Paris)
S. D. Busack (Richmond)
R. I. Crombie (Washington)
C. Gans (Ann Arbor)
C. P. Guillaume (Montpellier)
P. Joly (Lyon)
R. F. Laurent (Tucumán)
G. Pasteur (Montpellier)
T. Pilorge (Paris)
J.-P. Risch (Luxembourg)
J. F. Schmidtler (München)
R. W. Wassersug (Halifax)

AUTHORS AND TITLES INDEX

ANNOUNCEMENTS AND MISCELLANEA

SYSTEMATIC INDEX

E

G

H

I

K

L

SUBJECTS INDEX

GEOGRAPHIC INDEX



Journal International de Batrachologie
International Journal of Batrachology
édité par la Société Batrachologique de France

Rédacteurs : Alain DUBOIS et Jean-Jacques MORÈRE.

Adresse : Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 25 rue Cuvier, 75005 Paris, France.

Recommandations aux auteurs. — *Alytes* publie des articles originaux en français ou en anglais, consacrés aux Amphibiens. Les manuscrits doivent être dactylographiés et accompagnés d'un résumé en anglais (abstract). Les articles en anglais seront suivis d'un résumé assez complet en français (pour ceux qui le souhaiteraient, les rédacteurs acceptent de revoir les résumés en français à partir d'un texte en anglais). Tableaux et figures doivent comporter un titre. Les figures, exécutées à l'encre noire, ne devront pas dépasser le format 16 × 24 cm. Indiquer leur numéro au crayon ; légendes sur feuille séparée. Présenter les références bibliographiques conformément au dernier numéro d'*Alytes* paru (les références de livres doivent comporter la pagination). Adresser les manuscrits en trois exemplaires aux rédacteurs. L'acceptation d'un article pour publication est décidée par les rédacteurs après lecture critique de celui-ci par deux lecteurs ou plus.

Instructions to authors. — *Alytes* publishes original papers in English or in French, dealing with Amphibians. Manuscripts should be typewritten, and preceded by an English abstract. Papers in English should be followed by a detailed French summary (for those who may wish so, the editors accept to revise such French summaries on the basis of an English text). Tables and figures should possess titles. Figures should be drawn in black ink and should not exceed 16 × 24 cm in size. Their numbers should be written in pencil. Figure captions should be assembled on a separate sheet. Bibliographic references should be presented as in recent issues of *Alytes* (book references should include the pagination). Send the manuscripts in triplicate to the editors (address above). Acceptance for publication will be decided by the editors following review by two referees or more.

Tirés à part. — 25 exemplaires gratuits par article. Au-delà, les tirés à part seront facturés par tranches de 25 exemplaires.



Publié avec le concours du Muséum national d'Histoire naturelle.
Directeur de la Publication : Alain DUBOIS.
Numéro de Commission Paritaire : 64851.



Alytes, 1987, **6** (3-4): 85-152.

Sommaire

Imprimerie Fotek, St.-Niklaas, Belgique.
Dépôt légal: 2ème trimestre 1988.